

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

Министерство общего и профессионального образования РФ

Брянский государственный педагогический университет
имени академика И.Г.Петровского

А.Д. БУЛОХОВ

ВВЕДЕНИЕ В СИСТЕМАТИКУ ВОДОРОСЛЕЙ И ГРИБОВ

Учебное пособие



Брянск 1999

ББК 28.5

Б 94

Булохов А.Д. Введение в систематику водорослей и грибов: Учебное пособие. – Брянск: Издательство БГПУ 1999. – 296 с.

ISBN 5-88543-046-2

Книга представляет собой учебное пособие по современной систематике водорослей и грибов, основанной на морфологии, онтогенезе, цитологии, биохимии и данных электронной микроскопии.

Содержание книги соответствует программе курса “Ботаника. низшие растения (альгология и микология)” Предназначена для студентов естественно-географических, сельскохозяйственных и лесохозяйственных факультетов вузов, а также для учителей биологии и специалистов ботаников.

Рецензенты:

кафедра ботаники и физиологии растений Брянской
государственной сельскохозяйственной академии
(зав. кафедрой, проф. Н.С. Рулинская);

кафедра дендрологии, селекции и озеленения Брянской
государственной инженерно-технологической академии
(зав. кафедрой, проф. Е.Н. Самошкин).

ISBN 5-88543-046-2

© Издательство БГПУ, 1999.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Последний раз учебник “Ботаника. Систематика растений” Н.А.Комарницкого, Л.В.Кудряшова, А.А.Уранова для студентов биологических факультетов издан в 1975 году. “Курс низших растений” под редакцией М.В.Горленко, изданный в 1982 году, тоже стал библиографической редкостью. Вместе с тем, за последние годы накопилось много данных по морфологии, цитологии и онтогенезу водорослей и грибов. Много нового внесли исследование ультраструктуры их клеток с помощью электронного микроскопа и применение метода биохимических исследований. Эти данные дают богатый материал для освещения вопросов происхождения, эволюции и систематики водорослей и грибов, традиционно объединяемых в группу “низшие растения”

В связи с этим возникла необходимость написать учебное пособие по систематике водорослей и грибов, в котором излагаются современные подходы к классификации этих групп с позиции филогенетической систематики. В книге, в соответствии с новой программой по ботанике для студентов-биологов, рассматриваются только водоросли и грибы. Вирусы и бактерии изучаются в специальном курсе “Микробиология с основами вирусологии”

В основу учебного пособия положены лекции по систематике растений, прочитанные студентам-биологам Брянского госпедуниверситета в 1985–1997 годах. В книге дается характеристика основных царств органического мира и отделов водорослей и грибов, их современная систематика, особенности строения и жизненных циклов типичных представителей; рассматриваются вопросы филогении и даются сведения о распространении, образе жизни и практическом значении.

Надо отметить, что наше пособие не призвано заменить существующие учебники и учебные пособия по систематике низших растений, но может представлять полезное дополнение к ним, вследствие сосредоточения внимания на современных подходах к построению филогенетических систем водорослей и грибов.

Иллюстрации заимствованы из книг: Мир растений. Т. 2. Грибы. М.: Просвещение, 1991. – 480 с.; Жизнь растений. Т.3. Водоросли. М.: Просвещение, 1976. – 488 с.; Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. Т. 1. – М.: Мир, 1990. – 348 с.; Lehrbuch der Botanik. Jena. 31. Aufl. 1978. 1080 S.

ВВЕДЕНИЕ

Жизнь на Земле в целом зависит от высших растений и водорослей, содержащих хлорофилл, который обеспечивает протекание фотосинтеза – основного пути, по которому вся энергия Солнца входит в нашу биосферу. Зеленые растения используют лишь 1–2% падающей на них световой энергии Солнца, тем не менее, каждый год на Земле образуется в процессе фотосинтеза более 150 млрд. тонн углеводов. Фактически вся жизнь на Земле прямо или косвенно зависит от этого процесса.

Согласно современной гипотезе о происхождении жизни, первые организмы, возникшие в первичном океане, были гетеротрофами (от греческого *heteros* – другой и *trophos* – питающийся). Они свои энергетические нужды удовлетворяли, используя готовые органические соединения из окружающей среды и полностью от них зависели. К этой группе и сейчас относят большинство бактерий, всех животных и грибы.

Возникновение фотоавтотрофных организмов, как и процесс фотосинтеза, пока покрыты тайной. Вероятно, запас сложных органических молекул, дающих энергию гетеротрофам, в первичном океане истощился за миллиарды лет. Чтобы выжить нужны были новые источники энергии. В ходе конкуренции и вымирания наименее приспособленных возникали организмы способные создавать органические соединения из простых неорганических веществ. Они получили название фотоавтотрофов.

Первые фотоавтотрофы появились примерно 3,4 млрд. лет. Они обнаружены в ископаемом состоянии в горных породах такого же возраста. Постепенно фотоавтотрофы изменили облик планеты. Произошла биологическая революция, связанная с фотосинтезом. Как известно, в ходе фотосинтеза расщепляется вода и выделяется кислород. Увеличение кислорода в атмосфере имело два важных последствия. Во-первых, часть кислорода во внешнем слое превратилась в озон, который, накопившись в достаточном количестве, создал защитный экран от губительных ультрафиолетовых лучей. Организмы, жившие у поверхности воды и на суше, были защищены озоновым слоем. Во-вторых, увеличение кислорода привело к появлению аэробного дыхания. Богатые энергией углесодержащие молекулы, образованные в ходе фотосинтеза, расщепляются и окисляются в

процессе дыхания, при этом выделяется большее количество энергии, чем при анаэробном разложении.

До того как атмосфера стала аэробной существовали только прокариотические (доядерные) клетки. Все организмы, жившие на Земле примерно 1,5 млрд. лет назад, были гетеротрофами. В это же время появились и первые прокариотические автотрофные водоросли – цианеи или сине-зеленые водоросли, выделяющие в процессе фотосинтеза кислород. Согласно палеонтологическим данным, увеличение кислорода в атмосфере сопровождалось появлением и эукариотических клеток.

На заре эволюционной истории фотосинтезирующие организмы были микроскопическими, одноклеточными, свободноплавающими. Энергетических ресурсов в виде углеродо-, водородо- и кислородосодержащих молекул было в первичном океане достаточно. Но по мере развития колоний и их размножения минеральные, биогенные компоненты открытого океана истощались, в результате жизнь стала более интенсивно развиваться у берегов, где вода обогащалась нитратами, фосфатами, которые смывались с суши и приносились реками.

Примерно 650 млн. лет назад возникли многоклеточные организмы. В бурных прибрежных водах автотрофы, взаимодействуя с каменистым дном, давали начало новым формам. При этом развивались мощные клеточные оболочки и структуры для прикрепления ко дну. Такие организмы увеличивались в размерах, но тогда встала проблема снабжения пищей неосвещенных частей тела. Под давлением этих обстоятельств появились специализированные клетки, проводящие питательные вещества от верхних, наружных к нижним и внутренним, не фотосинтезирующим частям и структурам тела.

При выходе на сушу растения должны были приспособиться жить в двух фазной среде: твердой и воздушной. Потребности автотрофов просты: солнечная энергия + вода + углекислый газ + кислород + минеральные соли. На суше всего этого достаточно, но ограничивающим фактором является вода. Растения неподвижны и корнями закрепляются в грунте, поглощая воду из почвы с помощью корневых волосков. Вода необходима как для фотосинтеза, так и поддержания формы. Стебель является опорой основным фотосинтезирующим органам – листьям. Вода непрерывно поступает в корневые волоски, движется вверх по стеблю, а затем выводится наружу листьями. Все надземные части, в конечном счете участвующие в фотосинтезе, покрыты кутикулой, снижающей потерю воды.

но и одновременно затрудняющей газообмен между растением и окружающим воздухом. Эта дилемма решается с помощью устьиц. Они работают в ответ на внешние или внутренние сигналы, помогая поддерживать нужное соответствие между расходом воды и потребностями в углекислом газе и воде.

Стебель служит для транспорта через проводящую систему разнообразных веществ между фотосинтезирующими и нефотосинтезирующими частями растения. Эта система у высших растений состоит из двух компонентов: ксилемы и флоемы.

В отличие от животных растения растут всю жизнь. Их рост обеспечивают меристемы – ограниченные участки тканей, постоянно сохраняющие эмбриональное состояние. Верхушечные или апикальные меристемы расположены на концах всех побегов и корней. Рост за счет верхушечных меристем называют первичным. Вторичный рост обусловлен двумя латеральными или боковыми меристемами: сосудистым камбием и пробковым камбием. Они приводят к утолщению стебля, ветвей и корней.

Растения должны были преодолеть и трудности, связанные с размножением и расселением на суше. Сначала возникли устойчивые к сухости споры, а затем и более совершенные зачатки – семена и плоды.

Подведем краткий итог. По облику растительные организмы очень разнообразны. Общие черты их проявляются в фотосинтезе и строении клетки, для которой характерна целлюлозная оболочка. Приобретенная на очень ранних этапах оболочка закрепились, вероятно, как защитное образование, но это сыграло решающую роль в питании клетки. Клетки, покрытые твердой оболочкой, могут воспринимать из окружающей среды необходимые для жизни вещества только в растворенном состоянии. Приобретение твердой оболочки наложило отпечаток на всю дальнейшую эволюцию растений – питание их стало зависеть от размера поверхности соприкосновения с окружающей средой. Растения разрешили это противоречие за счет ветвления. Ветвление – одно из весьма характерных свойств растения. Увеличение поверхности тела для контакта с окружающей средой происходит благодаря ветвлению. Ветвление и незавершенность роста – характерные черты растительных организмов. Растения расселяются зачатками, называемыми диаспорами: спорами, семенами, плодами, клубнями, луковицами, корневищами и др.

ГЛАВА 1

ЗАДАЧИ И ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ РАСТЕНИЙ

Мир растений и грибов, по сравнению с миром животных, менее разнообразен. Известно более 400 тыс. видов растений, из них $\frac{2}{3}$ семенные растения (около 800 голосеменных и 235 тыс. покрытосеменных, около 15 тыс. папоротниковидных и 30 тыс. моховидных). Описано 33 тыс. водорослей, более 100 тыс. видов грибов и 20 тыс. видов лишайников. Наконец, известно и 2 тыс. видов сине-зеленых прокариотических водорослей.

Дать исчерпывающую характеристику каждого растения или гриба – задача очень трудная. Поэтому суть метода познания заключается в изучении не конкретных особей, а групп особей, сходных между собой. Раздел ботаники, который занимается научным исследованием различных организмов, их разнообразием и взаимоотношениями друг с другом, называют систематикой растений. Краткое и емкое определение систематики дал Дж. Симпсон (1961): “Систематика есть наука о разнообразии организмов и об их взаимоотношении друг с другом”

Систематика растений принадлежит к числу основных разделов биологии, истоки которой зародились в античном мире. Она занимается диагностикой и классификацией растительных организмов. *Диагностика* – это описание и распознавание объекта. *Классификация* – это разделение описанных объектов на группы и расположение этих групп в определенной системе, основанной на тех или иных принципах. Систематика растений стремится к тому, чтобы каждый объект растительного мира нашел свое место в системе. Основной задачей систематики растений является создание такой системы классификации организмов, которая содержала бы максимум биологической информации о родственных группах любого объ-

ема. Создание системы организмов и есть конечная цель систематики. К. Линней писал: “Ариаднина нить ботаники есть система, без нее наука о растениях – хаос. Основу ботаники составляет разделение растений и наименование родов и видов по системе” Систематика растений – синтетическая и фундаментальная биологическая наука, изучающая все многообразие растительного мира. Без нее невозможно понять все многообразие растительных организмов.

Основные этапы в развитии систематики растений

Рассмотрим кратко, на основе каких признаков классифицировали растения в разное историческое время. Условно можно выделить три этапа в развитии систематики, которые сменяли друг друга в зависимости от используемых признаков при разделении растений на группы.

Первый период (заря систематики) начался в эпоху античного мира (IV век до н. э.). В трудах Аристотеля и его ученика Теофраста все растения делились на водные и сухопутные. Среди сухопутных растений выделялись деревья, кустарники и травы. В основу классификации кладется два признака: среда обитания и внешний облик растения. Это был теоретико-натуралистический подход. Но уже в I в. до нашей эры Диоскорид выделил лекарственные, винные, благовонные группы растений. Этот утилитарный подход к классификации завоевал умы ученых на многие столетия. И это не удивительно, ибо для человека растения были источником энергии. Это был период диагностики: накапливались новые и новые описания растений, создавались их живые коллекции.

Второй период начался в XV–XVI вв., начало ему положил Андреа Цезальпино. Этот период называют еще и периодом искусственных систем. А.Цезальпино (1583) в своем труде “О растениях” выдвинул принцип, по которому растения надо классифицировать по признакам, важным для самих растений. Он считал, что классификация растений должна строиться на основе признаков, обеспечивающих продолжение рода. Таковыми он считал семя и плод, так как развитие плодов и семян является как бы “конечной целью индивидуального су-

уществования растения” Многие ботаники согласились с ним, но считали что для целей классификации “важно выбрать признак”, а “важный для растения” – игнорировали. Поэтому группы растений выделялись по листьям, цветкам, плодам, чашечке, венчику и т.д. В основу классификации клали один, произвольно выбранный признак. Из последующих систем того времени упомянем систему английского ботаника Джона Рея (1627–1707), который впервые обратил внимание на число семядолей у цветковых растений и разделил их на однодольные и двудольные. Кроме этого важного естественного деления, Рей в своей системе учитывал строение цветка, особенности околоцветника, а также использовал признаки листьев и плодов.

Работа ботаников этого периода получила завершение в системе Карла Линнея (1707–1778), который избрал в качестве основного признака для классификации растений цветок, главным образом число тычинок и их расположение в цветке. Его система была иерархической (соподчиненной), т.е. включала ряд соподчиненных групп разного объема. Все известные ему растения он разделил на 24 класса по числу тычинок и их расположению в цветке. Классы делились, в свою очередь, на 116 порядков по числу пестиков, расположению и срастанию тычинок, а также по строению плодов. Порядки включали более 1000 родов и 10 000 видов, последние подразделялись еще иногда на разновидности. В системе Линнея было пять категорий: класс, порядок, род, вид и разновидность. Будучи прекрасным диагностом Линней описал не одну тысячу видов. Он ввел в научную практику бинарную номенклатуру. В 1753 г. Линней опубликовал книгу “Species Plantarum” (Виды растений). В книге он использовал “полиномиальное обозначение всех видов” Вот как выглядит полиномиальное название Котовника: “*Nepeta floribus interrupta spicatis pendiculatus*” что означает “Котовник с цветками в прерывистом колосе на ножках” Это, по Линнею, “истинное название” На полях он пометил “cataria” (означает связанное с котами), тем самым подтвердил известную притягательность растения для этих животных. Затем он сам и его современники стали называть растение *Nepeta cataria* – Котовник кошачий. Удобство нового

названия стало очевидным и “полиномы” заменили “биномиальными” или бинарными названиями. Первая часть бинарного названия означает род, вторая часть – вид. Удобство строгой иерархии категорий, и недвусмысленность бинарной номенклатуры оказались столь велики, что и нынешнее поколение ботаников сохранило все хорошее, что было в системе К. Линнея. Известно его крылатое изречение “*Nomina si nescis perit et cognitio rerum*” (“Если не знаешь названий, пропадает и познание вещей”).

Надо отметить, что мир для Линнея был созданием Бога и классификация его была отражением определенного плана творения. Тем не менее, Линней пришел к важному выводу, что главная задача ботаники – приближение к естественному методу. “Это первое и последнее, к чему стремится ботаника” Он отмечал, что все растения проявляют друг к другу сродство, как земли на географической карте. Сущность “сродства” это реальная филогенетическая близость, а не просто сходство.

Все системы того периода (от Цезальпино до Линнея) стремились четко обособить растения друг от друга и решали узко практическую задачу: привести классифицируемые объекты в удобный обозримый порядок. А поскольку в основу системы клали один признак или немногие, то такие системы не отражали сущности изучаемых объектов и были искусственными. Например, даже в системе Линнея в одном классе оказались вероника, злаки и ивы, как имеющие 2–3 тычинки.

Система Линнея произвела революцию в ботанике, она была удобной в практическом отношении, так как позволяла быстро определять растение; в ней без особого труда можно найти место для новых видов и родов растений. Линней, будучи одаренным человеком, прекрасно понимал, что созданная им система искусственна, и признавал необходимость другой более совершенной системы. Многие труды Линнея сохранили важность для науки и в наше время, особенно “Виды растений” (1753) – работа, без которой невозможно серьезное монографическое исследование различных групп растений. Работами Линнея закончился период искусственных систем.

С накоплением фактического материала были предприня-

ты попытки создать естественные системы, построенные уже на комплексе признаков. Первой из таких систем была система французских ботаников Бернара Жюсье (1697–1777) и его племянника Антуана Жюсье (1748–1838). Б. Жюсье расположил растения в ботаническом саду в особой системе, так что высаженные группы составляли в целом ряд от простого к сложному. А. Жюсье опубликовал в 1789 году “Роды растений”. В этом труде были изложены принципы классификации. Он положил в основу классификации строение зародыша семени и цветка. В этой системе около 2000 видов были разделены на 100 порядков и 15 классов, которые были объединены в 6 рядов. Впервые были даны и диагнозы (краткое описание) установленным единицам. Система Жюсье, по сравнению с искусственными, представляла собой систему нового типа. Все разнообразие растительного мира, начиная от водорослей и грибов и заканчивая цветковыми растениями, в системе было представлено в виде категорий разного объема, подчиненных друг другу и как бы сливающихся друг с другом, несмотря на наличие четких отличий между ними. Создавалась непрерывная цепь растительных организмов от простых к сложным. Со времен Жюсье ученые стали не только четко разграничивать одну группу растений от другой, но и искать сходство и родство между ними. Большую известность приобрела естественная система швейцарского ботаника Огюстена Пирама Декандоля (1835), который заложил основы сравнительной морфологии. Используя сравнительно-морфологический метод, он вплотную подошел к эволюционной систематике. Его система, как и система Жюсье, давала более правильное представление о родстве и близости родственных групп. Правда, в естественных системах того времени растения объединяли на основе внешнего сходства, а не родства. Тем не менее, некоторые построения естественной систематики предвосхитили выводы филогенетической систематики. Большую роль в развитии естественных систем сыграл Ж.Б. Ламарк. Он первый характеризовал естественную систему как набросок эволюционного пути, которым проходила живая природа в своем развитии.

Искусственные системы растительного мира, да и первые

естественные системы, при всем их принципиальном различии имели общую черту: в основе обоих типов систем лежит идея постоянства видов; и те и другие были антиисторичные. Но это вполне закономерно, так как они относятся к периоду биологии, когда теория эволюции только начала разрабатываться.

Со второй половины XIX века в биологии утверждается эволюционное учение. С ним наступил и новый этап в развитии систематики. Возникла идея отобразить эволюцию организмов в системе. Этот период получил название филогенетической систематики. Задача филогенетической систематики – отразить ход исторического развития организмов, их родословие в системе. Поэтому в основу классификации кладется не просто сходство, а родство. Принципом филогенетической систематики является преемственность систематических единиц: от предков к потомкам.

Со времен Ч. Дарвина всегда пытались определить предка той или иной группы. В последнее время предложен иной подход: вместо поиска предка пытаются выделить главные естественные группы растений и проследить родство между ними. По степени родства и можно судить о том, насколько они произошли от общего предка. Признаки, которые считаются унаследованными от общего предка, называют гомологичными. Например, гомологичными признаками являются: семя, плод, спора и др. Каждая естественная группа или кладон (ветвь) характеризуется одной или несколькими гомологиями и включает всех потомков одного гипотетического предка. Графическое изображение родственных связей между группами в виде системы ветвей называют кладограммами. Это направление в систематике получило название кладистики.

Систематика и филогенетика

Систематику и филогенетику (учение об историческом родстве) прежде всего интересует ход и результат развития родственных групп, в то время как эволюционное учение выясняет общие причины этого явления. Данные систематики и филогенетики образуют фундамент для таксономии и создания филогенетической системы.

Исторически развитие систематики как “учения о сходстве” берет свое начало от ботаники. Если в античное время в качестве признака сходства использовали внешний облик растения, то в XVI–XVII веках, а затем и до XIX века для сравнения использовали макроскопические признаки цветков и плодов. С появлением микроскопа в XIX веке начинается изучение водорослей и грибов, их органов размножения. При изучении высших растений стали использовать и дополнительные анатомические признаки. С появлением учения о происхождении видов палеоботаника навсегда становится важнейшей опорой учения об историческом родстве или филогенетике. Уже со второй половины XIX века стало понятным значение изучения ареалов для установления родства. В первой половине XX века появляются цитология и генетика, на их основе возникает систематическая эмбриология и палинология. В последние десятилетия широко проникли в систематику сравнительная серология и фитохимия, а также количественно-статистические методы обработки различных признаков с помощью компьютеров. Наконец, большое значение имеют электронно-микроскопические исследования.

Важнейшей задачей каждого систематико-филогенетического анализа является разделение естественных групп организмов по степени сходства на основе степени родства. Степень родства определяют теснотой филогенетической связи, т.е. через раннее или позднее разделение (дивергенцию), возникшее между ветвями родственного ствола. Степень сходства (или сравнение фенотипов) основывается на размерах соответствия *систематических признаков*. При этом систематические признаки являются логическими понятиями для определения форм органов, структур или их соотношений (пропорций). Например, красная и черная окраска ягод черники и брусники, сумки и базидии как органы спороношения у аско- и базидиомицетов, различные комбинации хлорофиллов (a, b, c) и других ассимиляционных пигментов у различных водорослей – это систематические признаки. Каждое фенетическое сравнение должно вести к определению объема генетического сходства, т.е. родства. Систематическим признаком может быть

любая особенность, по которой вид или член конкретной популяции отличается от членов других растительных популяций. Не все признаки растений одинаково полезны для целей классификации. Одни из них важны в качестве показателей родства, другие нет. Как правило, у высших растений такими признаками-индикаторами являются признаки строения репродуктивных органов. Например, для покрытосеменных растений – это строение цветка, число и расположение тычинок, строение пыльцевых зерен, число и структура плодолистиков, строение плодов и семян и т.д. Среди систематических признаков выделяют консервативные (стойкие) и лабильные (не стойкие). Консервативные признаки сравнительно медленно эволюционируют. У растений это, как правило, структуры репродуктивных органов, которые к тому же обладают эволюционной необратимостью. Лабильные признаки изменяются быстрее. Обычно это строение вегетативных органов.

Очень важно определить степень эволюционной подвижности признака. Определение примитивности признака происходит на основе изучения состояния признака в прошлом (по данным палеоботаники), составлении эволюционных рядов признаков. На их основе разрабатываются критерии примитивности, подвижности и специализации признаков.

При оценке признаков важно знать три основных направления эволюции. *Арогенез* (по А.Н. Северцову, *ароморфоз*) характеризуется повышением общего уровня организации и жизнедеятельности организма, повышением его пластичности. Например, выход растений на сушу и завоевание ее было чрезвычайно важным событием, ознаменовавшим возникновение высших растений. Он был связан с появлением ряда арогенезов: возникновением покровной и проводящей тканей, с формированием устьиц и дифференциацией тела. Эти новые структуры позволили высшим растениям приспособиться к жизни в двухфазной среде. Из наиболее крупных и важных арогенезов у растений можно отметить возникновение семязачатка и семени, образование цветка и плода. *Телогенез*, или *идиоадаптация*, по Северцеву, в отличие от прогрессивной эволюции, представляет собой выработку небольших, узких

приспособлений к конкретным условиям окружающей среды. Специализация вырабатывается к жизни в различных условиях: во влажных, сухих и т.д. Приспособления к агентам опыления или к особым типам распространения плодов и семян и др. *Катагенез*, или регрессивная эволюция, связан с упрощением структуры организмов, вызванной упрощением условий существования. Когда упрощение условий достигает крайних пределов, организм подвергается общему регрессу. Очень упрощена среда для паразитных растений и грибов. Например, цветковые паразитные растения (заразиха, повелика и др.), поселяясь на растении-хозяине, используют для своего развития готовые органические вещества, при этом утрачивают органы фотосинтеза и типичные корни, которые превращаются в гаустории. Регресс обычно охватывает вегетативную сферу, в то время как репродуктивные органы не подвергаются редукции.

Трудности при реконструкции родственных связей возникают в тех случаях, когда основной ствол родословного дерева быстро дивергировал, особенно в фазе идиоадаптации или катагенеза, т.е. когда развитие группы происходит в одной адаптивной зоне. В этом случае трудно установить корреляцию между сходством и родством из-за того, что признаки дифференциации протекают очень ускоренно, либо замедленно, или же параллельно и даже конвергентно. Например, параллельные ряды развития от монадных через капсальные и коккоидные к трихальным талломам мы находим у различных групп водорослей. Хорошим примером конвергентной эволюции являются лишайники, возникающие из различных грибов и водорослей. Наконец, часто встречаются случаи когда в родственной группе происходит дифференциация признаков, в одном и том же роде и даже виде можно видеть сочетание примитивных и подвинутых признаков. Этот феномен получил название *гетеробатмии*. Все эти трудности показывают, что реконструкцию конкретных исторических стволов сегодня во многих родственных группах можно провести только очень приблизительно.

Систематики для изучения сходства и родства используют

различные средства. Современная систематика использует прежде всего данные морфологии. Правда, морфологический анализ растений хоть и позволяет устанавливать сходные группы, но он до сих пор пока еще не говорит о функциональном аспекте морфологических признаков. Большое систематическое значение имеет анатомия. Например, анатомическое строение стенки клетки аскомицетов и апикальной структуры сумок позволяет четко выделять родственные группы. Огромное значение для филогенетики имеет палинология, изучающая строение пыльцы и спор у споровых растений. Данные цитологии, полученные с помощью электронного микроскопа, показали глубокие различия в строении клетки прокариот и эукариот. Тонкоструктурные различия в строении жгутиков, пластид, глазка и т.д. становятся решающими для разделения групп водорослей. Эти различия в новом свете освещают отношения водорослей к различным группам грибов. Данные генетики и цитогенетики образуют составной интегрированный элемент каждого современного изучения родства. Особенно глубокое влияние на изучение родства оказывают сравнительные данные фитохимии и серологии. Известна систематическая ценность целлюлозы и хитина в стенках клеток грибов. Большое значение имеет дифференциация хлорофиллов и др. На уровне макромолекул уже продолжительное время для выявления родства используют методы серологии. Они основаны на определении сходства между белками у анализируемых групп. Синтез морфологических, анатомических, эмбриологических, карпологических, фитохимических и серологических данных дает сегодня хорошее представление о родстве групп и родственных отношениях внутри группы.

Таксономия и номенклатура

Как колоду игральных карт можно расположить по масти, по фигурам и т.д., так и все многообразие организмов можно расположить по группам на основе разных принципов.

История систем растительного мира отражает изменения, происходившие относительно принципа классификации. В искусственных системах для этого выбирался произвольно опреде-

ляемый главный признак, например, число различных органов в цветке и др. На основе принимаемых во внимание большого числа признаков в установленных группах можно было судить об их родстве или каких-то ступенях развития. Искусственная система опрометчиво интерпретирует сходство как родство. Филогенетическая система учитывает их родство, а не просто сходство. В настоящее время выявить степень родства той или иной группы довольно сложно. Это и не полнота или отсутствие ископаемых остатков, параллелизм и конвергенция эволюции и т.д. Поэтому пытаются исследовать большие группы организмов и реконструировать их возникновение. Но даже при хорошем знании стержневых родственных линий остаются субъективные места.

Систематика как наука выработала свою систему понятий и свой язык, служащий для целей классификации. Объектом классификации являются естественные группы организмов, реально существующие в природе: водоросли, грибы, споровые, цветковые растения и т.д.

Таксономия – часть систематики, представляющая собой общее учение о классификации. Именно такое содержание в таксономию вкладывал Декандоль (1813), впервые предложивший это название. Таксономия – это прежде всего учение о таксономических категориях. *Таксономические категории* – это логические понятия, применяемые для построения системы организмов. При этом речь идет лишь об абстрактных, “пустых” понятиях, которые имеют определенный ранг в иерархической системе. Таковы например, таксономические категории: “вид = *species*”, “род = *genus*” “серия = *series*” “семейство = *familia*” и т.д. Применение этих категорий на конкретные группы организмов приводит к образованию таксономических единиц или таксонов. *Таксон* – это реальная группа родственных организмов. Таксоны и их иерархия создают таксономические системы, с помощью которых можно разграничивать и выражать родство между группами организмов.

Основной таксономической единицей является вид. Эту таксономическую единицу используют для обозначения группы родственных особей. Совокупность генетически сходных

между собой особей называют популяцией. Вид – группа генетически однородных популяций, скрещивающихся между собой и дающих плодовитое потомство. Отсюда двойственность понятия “вид” Это и систематическая категория, но и каждый конкретный вид есть таксон.

Приведенная ниже таблица дает обзор как важнейших таксономических категорий и их нормированное окончание, так и таксономических единиц (таксонов) на примере цветкового растения тысячелистника обыкновенного – *Achillea millefolium* L.

Таксономические категории	Используемые окончания	Таксономические единицы
Царство (regium)	–ota	Eucariota
Подцарство (Subregium)	–bionta	Cormobionta
Отдел (phylum)	–phyta, mycota	Magnoliophyta (Angiospermae)
Подотдел (subphylum)	–phytina	–
Класс (klassis)	–phyceae, –mycetes –opsida, –atae	Dicotyledoneae (=Magnoliopsida)
Подкласс (subklassis)	–idae	Asteridae
Надпорядок (superordo)	–anae	Asteranae
Порядок (ordo)	–ales	Asterales
Семейство (familia)	–aceae	Asteraceae (=Compositae)
Подсемейство (subfamilia)	–oidae	Ligulifloidae
Триба (tribus)	– eae	Anthemoidae
Род (genus)		Achillea
Секция (section, aect.)		sect. Achillea
Серия (series, ser.)		
Аггрегация (Agg.)		Achillea millefolium agg.
Вид (species)		Achillea millefolium L.
Подвид (subspecies, subsp.)		subsp. sudetica (Opiz) Weiss
Вариация (varietas, var.)		–
Форма (forma, f.)		f. rosea

Для разграничения таксонов огромное значение имеет их существенное морфологическое различие. Иерархия таксонов

отражает дивергенцию исторического ствола основных родственных групп. Категория вид, или иначе (*species*), относится к мелким родственным группам, от которых формируются все другие единицы. Вид часто маркирует (маркер – указатель) различные фазы, возникающие в ходе исторического родства. Имеется много разногласий об узком и широком понимании пространства вида. Несмотря на это “вид” образует важнейшую единицу биологической таксономии. Из него формируются все внутривидовые и надвидовые ранговые ступени. При обилии форм в пределах вида различают внутривидовые таксоны. Они внутри вида обозначаются как подвиды (“*subspecies*”, сокращенно *ssp.*). При этом речь идет о географических или экологических, аллопатрических частях популяций, которые объединяются друг с другом через переходные формы. Но при аутогамии, полиплоидии или изоляции из них формируются и новые симпатрические виды. Категория *вариация* сегодня используется редко. Она применяется когда надо разграничить подвиды или еще неизвестные внутривидовые таксоны. У культурных растений как внутривидовую единицу используют сорт (*cultivar*, сокращенно *cv*). Наконец можно характеризовать таксономически бросающиеся в глаза *биотипы* или мутации как *формы*. В надвидовой области важнейшей таксономической категорией является род (= *genus*), который через бинарную номенклатуру объединяет группы родственных видов. При необходимости внутри родов можно различать *секции* и *серии*. Очень близкородственные и трудно различимые (так называемые “мелкие виды”) объединяют в номенклатурные агрегации. Между родом и высшей категорией царством (*regium*) формируют возрастающий ряд другие категории: семейство (*familia*), порядок (*ordo*), класс (*klassis*) и отдел (*phylum*).

Систематик не создает таксоны, а становится открывателем групп, созданных эволюцией (Майер, 1971). Систематик классифицирует не признаки, а организмы, и роль признаков сводится к тому, чтобы служить доказательством наличия сходства или различия между растительными организмами. Здесь уместно сказать и о принципе монофилии. Конкретное

определение этому принципу дал Дж. Симпсон (1961): “Монофилией называют происхождение некого таксона по одной или более линиям от одного непосредственного таксона того же самого или более низкого ранга” Например, подцарство высших растений имеет монофилитическое происхождение, так как все его отделы происходят от первой группы сухопутных растений, впервые вышедших на сушу и приспособившихся жить в двухфазной среде. Концепция монофилии важна только на уровне высших категорий.

Номенклатура. Международный кодекс ботанической номенклатуры дает обязательные правила для описания и названия таксонов растений. Для новых таксонов необходимым является написанный по-латыни диагноз и “эффективное” опубликование в центральных ботанических изданиях. Название рода пишется с заглавной буквы, а обозначение вида (видовое название) мелкими буквами. Например, *Achillea millefolium* L. Название гибридов обозначается значком X (например, X *Raphanobrassica*). Интерпретация каждого названия устанавливается через указание номенклатурного типа, для этого используется гербарий или соответствующий руководящий таксон. Род или соответственно вид подчиненного таксона повторяет родовое и видовое название. Например, *Achillea* sect. *Achillea* или *Achillea millefolium* subsp. *millefolium*. До определения ранговой ступени для таксона всегда дается только старое законное название (приоритетное правило), причем у сосудистых растений только по первому названию “Species Plantarum” (Виды растений) К. Линнея (1753).

Синонимы различных названий одного и того же вида таксона, гононимы, употребляемые для параллельных названий различных таксонов, не корректные названия видов, родов и семейств “консервируются” в исключительных случаях.

К названию таксона прибавляется имя первого описавшего данный таксон автора, чаще в краткой форме (например, L. = К. Линней; DK = А.Р. Декандоль) как в учебной, так и в научной литературе. При изменении ранга таксона первый автор “базоним” указывается в скобках, далее следует автор новой комбинации. Например, *Achillea sudetica* Opiz, в новой

комбинации: *Achillea millefolium* L. subsp. *sudetica* (Opiz) Oberny. Так же поступают при переводе таксона в другой вид или род.

Документация. Полнота систематической таксономической информации о царстве растений и грибов отражается в монографиях, флористических и микологических сборниках, флорах определенных регионов, многочисленных ботанических публикациях и гербариях.

Система информации и научные названия растений позволяют идентифицировать новые виды растений. Современные компьютеры позволяют накапливать старую и новую информацию для систематики и таксономии, что значительно облегчает и ускоряет работу по изучению растений.

Иерархическая таксономическая система является выражением нашего современного знания о степенях сходства и родства. Систематика и таксономия представляют не только синтез наших общих знаний обо всех растениях, но и служат основой для дальнейшего исследования растительного мира.

Значение систематики

Систематика растений суммирует и синтезирует многие результаты других биологических наук и, таким образом, объединяет огромное разнообразие знаний. Без систематики мы никогда не поймем жизни в ее изумительном многообразии, возникшем в ходе эволюции.

Уместно привести слова известного систематика Э. Майера (1970): "Систематика есть одна из самых важных и необходимых, одна из самых активных и волнующих и одна из самых благородных ветвей биологической науки. Я не знаю ни одного другого предмета, который учил бы нас большему о мире, в котором мы живем" Значение систематики осознается широкими кругами биологов и экологов. Без систематики не было бы и теории эволюции, биогеографии, палинологии. Из ее недр возникла популяционная генетика. Цивилизация так или иначе связана с растениями. Ископаемые растения образовали не возобновляемые источники энергии – запасы каменного угля, нефти, газа от них зависит нынешняя цивили-

лизация. Современные растения – наиболее перспективный и возобновляемый источник энергии для человека. В наши дни трудно представить себе серьезные исследования экосистем Земли без систематической базы. Ни одно научное исследование не может быть проведено без точного определения вида, с которым работает физиолог, биохимик, генетик, эколог и т.д. Тем самым, как это подтверждает крупнейший русский ботаник А.Л. Тахтаджан (1972), “...систематика есть одновременно фундамент и венец биологии, ее начало и конец, ее альфа и омега”. Систематика имеет огромное значение в развитии растениеводства и селекции растений. Велика ее роль в решении задач здравоохранения и медицины.

ГЛАВА 2

СОВРЕМЕННЫЕ ЦАРСТВА ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Со времен К. Линнея различали три царства природы: неорганическое (камни) и два органических – растения и животные. Когда описывали новые организмы, их относили либо к растениям, либо к животным. Так, грибы и бактерии относили к растениям, а простейших к животным и т.д. Хотя в 1821 г Е. Фриз предложил выделить царство грибов, но это предложение не получило в свое время признания. Наибольшую известность имело предложение Э.Геккеля (1866, 1894) о выделении царства *протистов*, в которое он включил губки, грибы, одноклеточные и колониальные организмы. Термин Геккеля “протисты” нашел широкое применение в биологии, но различные авторы вкладывали в него различное содержание. В настоящее время в царство Protista кроме простейших включают диатомовые, красные, бурые водоросли и даже примитивные низшие грибы, так называемые водные плесени. Выделение в таком объеме царства протистов вызывает возражение у многих биологов, ибо это лишь затрудняет классификацию. Б. Немец (1929), исходя из строения клетки, предло-

жил разделить органический мир на две группы: безъядерные организмы (Procarionta) и ядерные организмы (Eucarionta). Применение терминов Procariota и Eucariota связывают с именем Е. Шаттона (1937). В. Циммерманн (1959), используя подход Немца, предложил разделить органический мир на два царства: царство безъядерных организмов (бактерии и сине-зеленые водоросли) и царство ядерных организмов – животные и “типичные” растения.

Большое значение способам питания для разграничения царств живой природы придавал Р. Уиттекер (1959). По способу питания он выделил три группы организмов: *продуценты* – автотрофные организмы; *консументы* (потребители), которые заглатывают живое или мертвое органическое вещество, к этой группе относятся животные; *редуценты* (восстановители), также потребляющие органическое вещество путем абсорбции, к этой группе относятся бактерии и грибы. Р. Уиттекер разделил органический мир на 4 царства: протисты, грибы, растения и животные. Эти царства не имеют четких границ и частично перекрывают друг друга. Например, в царство протиста входят все прокариоты, простейшие, золотистые, пиррофитовые, эвгленовые водоросли и др. В данном случае подход к установлению царств больше экологический чем филогенетический.

Итак, к 30-м годам XX столетия деление живого на два царства стало историческим курьезом. Стали искать новые границы в мире живого. Единого подхода к установлению царств пока нет. Деление на прокариоты и эукариоты ни у кого не вызывает возражения. Прокариоты образуют глубоко обособленную группу организмов, которой придают ранг царства или надцарства. Разделение царства прокариотов на три подцарства проводится по вполне понятным признакам. Подцарство Bacteriobionta – бактерии. Питание гетеротрофное, реже автотрофное, но фотосинтетический пигмент представлен не хлорофиллом, а бактериохлорофиллом. При фотосинтезе не выделяется кислород. Фикобилинов нет. Часто имеются простые жгутики. Подцарство Cyanobionta – Цианеи или Сине-зеленые прокариотические водоросли. Питание автотрофное. Ассимиляционный пигмент хлорофилл “а”, очень

редко “b”. Дополнительные фотосинтетические пигменты – фикобилины. В процессе фотосинтеза выделяется кислород. Жгутиковых стадий нет. Подцарство вирусов резко отличается от двух рассмотренных. Нередко все три подцарства рассматриваются как самостоятельные царства, а все прокариоты объединяются в надцарство.

Гораздо сложнее обстоит дело с таксономическим подразделением эукариот. В отечественной литературе эукариоты рассматриваются как надцарство ядерных организмов, разделяющееся на три царства: *Planteota* – растения, *Mycota* – грибы и *Animalia* – животные.

В пределах обширных царств грибов и растений мы охватываем различные уровни организации. В пределах каждого царства выделяются отдельные стволы эволюции – отделы. *Отдел*, или *фил.* – это самостоятельный ствол эволюции со всеми его ответвлениями, либо части ствола, соответствующие длительным этапам исторического развития и ограниченные от предшествующих этапов коренным изменением организации в связи с приспособлением к жизни в новых условиях. Отдел берет начало от одной предковой группы, т.е. имеет монофилитическое происхождение. Выделяемые в современных системах отделы растений и грибов является отражением почти векового развития филогенетической систематики. Было показано, что историческое развитие растительного мира происходило не только в форме прогрессивного усложнения эволюционного ряда, но и в виде параллельных рядов. В филогенезе некоторых стволов могли быть периоды резких переломов, т.е. происходили глубокие изменения всей организации растений или грибов в связи с приспособлением к жизни в новой среде, в которой не могли обитать древнейшие представители данного ствола. Например, отдел *Chlorophyta* – Зеленые водоросли, эволюционируя дал начало приспособившимся жить на суше листостебельным растениям. С этой точки зрения надо выделить, как это предлагает Д.К.Зеров (1972), один отдел зеленых растений (*Chlorophyta*) с разделением его на подотделы: зеленые водоросли (*Chlorophytina*), моховидные (*Bryophytina*), плауновидные (*Lycopodiophytina*), Голосеменные (*Pinophytina*) и т.д.

Царства растений, грибов и животных в низших ступенях своей организации не столь четко отличаются друг от друга и связаны друг с другом родственными связями. На этом основании В. Ротмалер (1955) и Ф. Эрендорфер (1983) считают правомочным объединить эукариотические водоросли, грибы и лишайники с одноклеточными животными в подцарство Protobionta – Первичные организмы. Таким образом, из Protobionta исключаются не только многоклеточные животные, но и все высшие растения, такие отделы как Моховидные (Bryophyta), Плауновидные (Lycopodiophyta), Хвощевидные (Equisetophyta), Папоротниковидные (Polypodiophyta), Голосеменные (Gymnospermae или Pinophyta), Покрытосеменные (Angiospermae или Magnoliophyta). Вместе со мхами они образуют подцарство Embriobionta или Kormophyta – Высшие листостебельные растения.

В настоящее время широкое распространение получила формальная классификация высших таксономических категорий – царств. П. Рейвн и др. (1990), развивая систему Р. Уиттекера (1962), выделяют 5 царств органического мира. Это формальная классификация, но она удобна для практических целей. Ниже дается краткий обзор этих царств.

Царство Monera – Монера объединяет прокариотические организмы – бактерии и сине-зеленые водоросли. Царство Protista – Протиста охватывает одноклеточные животные (простейшие), а также традиционно все группы эукариотических водорослей и низшие грибы – отделы Oomycota – Оомицеты, Хитридиомицеты (Chytridiomycota), Клеточные слизивики (Acrasiomycota) и Плазменные слизивики (Mucromycota). Эта группа не однородна, она включает одноклеточные, колониальные и многоклеточные эукариоты, различающиеся способом питания, но среди них можно установить самостоятельные стволы эволюции. Выделение царства протистов имеет одно бесспорное преимущество – в этом случае классификация грибов и особенно животных и растений становится более естественной. Царство грибов – Mycota (Fungi) объединяет неподвижные нитчатые эукариоты без фотосинтетических пигментов, абсорбирующих питательные вещества из отмерших или живых организмов. Их клеточные стенки состоят из

хитина. Царство *Planteota* – растения объединяет моховидные и все отделы сосудистых растений. Это многоклеточные организмы состоят из эукариотических клеток с целлюлозными стенками. Главный способ питания автотрофный, лишь некоторые группы растений стали вторично гетеротрофными. Для жизни в двухфазной среде у них в ходе эволюции происходила дифференциация тела на корень и побег и возникли системы тканей и органов, а также зачатки (диаспоры) для расселения: семена, плоды, клубни, луковицы, корневища.

В заключение отметим, что разделение органического мира на высшие таксономические категории царства решается различными исследователями по-разному. Причина этого – с одной стороны в сложности филогенетических отношений между различными группами организмов, а с другой – в критериях, принимаемых различными авторами при рассмотрении этой проблемы, а также цели, которую они ставят перед собой. Как известно, цель филогенетической систематики создание системы органического мира, которая отражала бы родственные связи между различными группами организмов. С этой целью и следует подходить к установлению царств.

Общая характеристика *Procariota*

Прокариотические клетки не имеют четко обособленного клеточного ядра, а имеют ядерный эквивалент, называемый нуклеотидом. ДНК лежит свободно в нуклеоплазме. Митоз и мейоз отсутствует. В клетках нет хлоропластов и митохондрий. Первичные органеллы движения иногда имеются, но они принципиально иной структуры чем у эукариот. Стенки клеток состоят из гетеромерной субстанции, которой нет у эукариот. Клеточная стенка сетчатая, состоит из полисахаридосодержащих молекул с различным химическим строением. Если всем эукариотам необходим для жизнедеятельности кислород, то не все прокариоты нуждаются в нем, бактерии могут жить в анаэробной среде. Многие виды прокариот способны связывать азот атмосферы.

Среди прокариот выделяют два подцарства: *Bacteriobionta* Бактерии и *Cyanobionta* – Цианеи или Сине-зеленые водоросли.

Иногда им придают ранг царств, а всю группу прокариот возводят в ранг надцарства. Подцарства бактерий и вирусов детально изучаются в курсах микробиологии и вирусологии. В данном пособии они не рассматриваются.

Общая характеристика Eucariota

Эукариоты по числу видов и массе стоят на первом месте среди живых организмов. Эукариотические клетки имеют настоящее клеточное ядро, ограниченное двойной мембраной (ядерной оболочкой) от цитоплазмы и сообщается с ней с помощью пор. Клеточное ядро при вегетативном размножении делится посредством митоза. При половом процессе, в правильно происходящем мейозе, всегда происходит переход от диплофазы к гаплофазе. У всех эукариот происходит смена ядерных фаз. При половом размножении иногда сливаются цитоплазмы и ядра двух клеток как гаметы, в этом случае различают плазмогамию и кариогамию. Дополнительными, важными отличительными признаками являются клеточные органеллы, которые у эукариот, как и ядро, отчетливо ограничены от цитоплазмы. К ним принадлежат: эндоплазматический ретикулум, диктиосомы или аппарат Гольжи, митохондрии и др. У фотоавтотрофных эукариот имеются кроме того окруженные двойной мембраной хлоропласты. У жгутиковых клеток эукариот жгутики единообразны по строению и имеют структуру (2+9), в центре две простых и по периферии девять пар двойных фибрилл. Стенки клеток, если имеются, образованы из макромолекул, которые состоят из целлюлозы, хитина, аморфной формы кремнезема и т.д. Эти различия в строении клеток образуют глубокую пропасть между всеми ископаемыми и ныне живущими прокариотами и эукариотами.

Возникновение эукариот и образование органелл, ограниченных мембранами, в эукариотической клетке можно рассмотреть в свете нынешней симбиотической гипотезы или гипотезы симбиогенеза. Современные хлоропласты возникли в результате независимых эволюционных событий, в которых участвовали различные группы фотосинтезирующих прокариот. Фотоавтотрофность приобреталась различными груп-

пами самостоятельно в ходе симбиогенеза. Эта гипотеза объясняет происхождение пластид и митохондрий в эукариотической клетке как первоначально самостоятельно живущих прокариот, которые миллионы лет назад воспринимались в клетке как живые организмы и питались находясь в клетке, как животные, но клетки их не переваривали, т.е. они не уничтожались. С тех пор они и вступили в тесный симбиоз с клетками хозяина, как примерно живут одиночные клетки зеленых водорослей в теле простейших. Они сохранили и способность размножаться путем деления.

Кроме способности самостоятельного размножения пластид и митохондрий существует ряд доказательств их неестественного возникновения внутри клетки:

1. Внешняя мембрана отличается от собственной, внутренней мембраны органеллы.
2. Типичный мембранный комплекс – компонент прокариот, как например фосфолипид кардиолирин встречается исключительно во внутренних мембранах пластид и митохондрий.
3. Пластиды и митохондрии содержат рибосомы, структура которых и химический состав явно отличаются от прочих рибосом клетки. Они имеют большое сходство с рибосомами ныне живущих прокариот.

Рассмотренная гипотеза была предложена А.Ф. Шимпером в 1883 г. и разрабатывалась детально в XX веке. Она противостоит классической гипотезе дифференциации, по которой пластиды и митохондрии возникли из тиллакоидных комплексов или соответствующих мембранных структур прокариот через включение их в плазматическую мембрану цитоплазмы.

Древнейшие клетки из архея (3,4 млрд. лет назад) имели размер 5 мкм и соответствовали клеткам современных прокариот. Около 1,4 млрд. лет назад произошло увеличение размеров клеток до 13 мкм, такие размеры характерны для эукариот. При этом разделение про- и эукариот могло произойти около 2 млрд. лет назад, в то время как разделение на “первые” эукариотические растения и животные происходило позднее – около 1,1 млрд. лет назад.

Дальнейшая эволюция эукариот шла через прогрессивную

дифференциацию и образование органов, а также приспособление к различным стратегиям питания и средам жизни. Так возникали различные типы организации растительных организмов и грибов.

ГЛАВА 3

ПРОКАРИОТИЧЕСКИЕ ВОДОРОСЛИ

Прокариотические водоросли объединены в подцарство – *Cyanobionta*. К нему относятся все сине-зеленые водоросли или цианеи. Это простого строения организмы приспособленные жить в воде. Исторические связи этих водорослей с бактериями проявляются в строении клеток. Но они отличаются от бактерий по наличию хлорофилла “а” и очень редко – “b”. В процессе фотосинтеза они выделяют кислород. В составе подцарства выделяют два отдела.

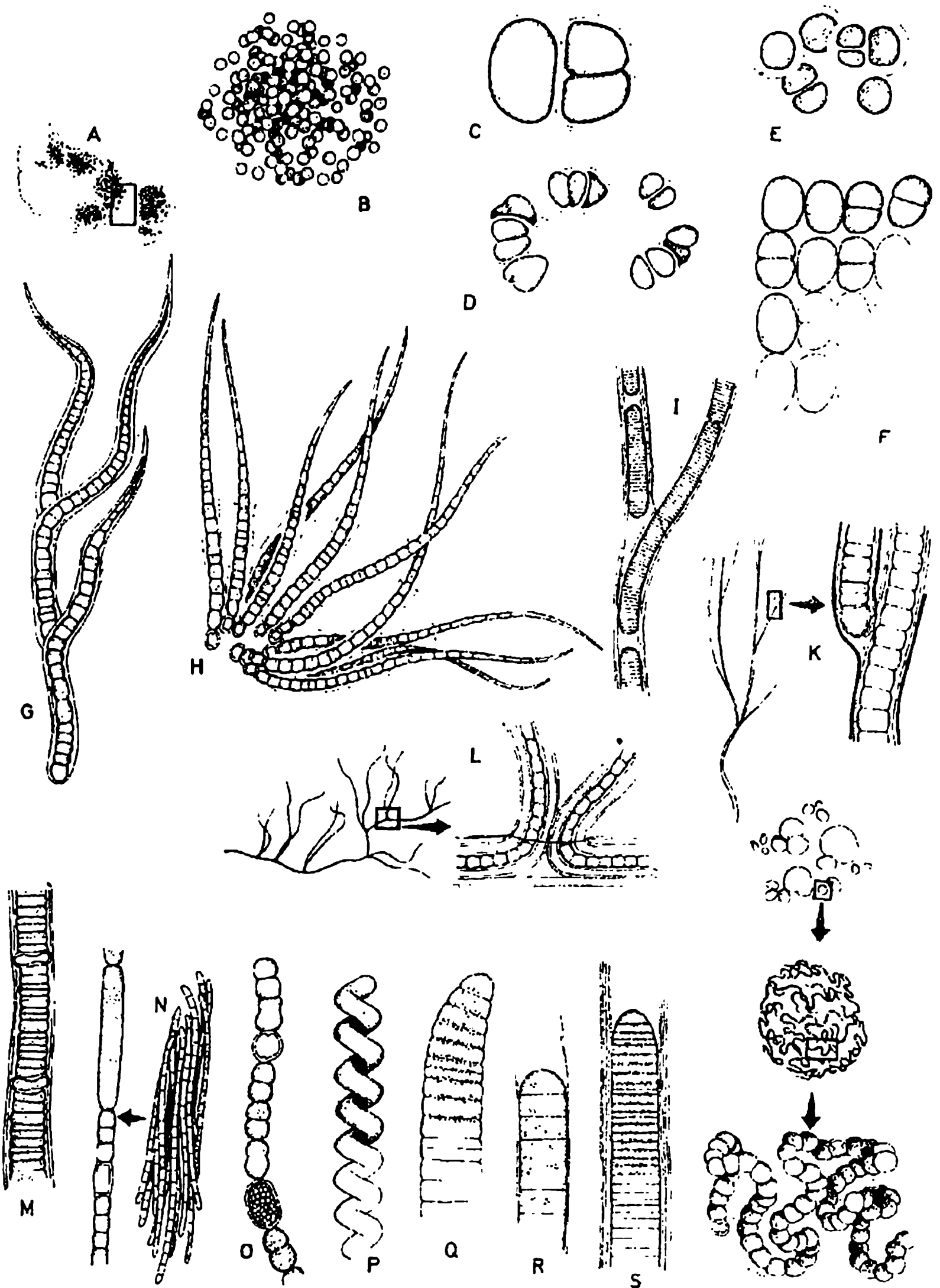
Отдел *Cyanophyta* – Сине-зеленые водоросли или Цианеи

Внутри прокариот цианеи образуют достаточно гомогенную группу, которая могла возникнуть при дифференциации эубактерий. Исследование родственных связей с помощью сравнительного анализа r-РНК показывает высокую связь цианей и бактерий. От фотоавтотрофных родов бактерий цианеи отличаются наличием хлорофилла “а” (у бактерий бактериохлорофилл) и свободным выделением кислорода в ходе фотосинтеза. Правда, при определенных условиях цианеи, как и бактерии, могут не выделять кислород. Фотосинтез при этом будет проходить анаэробно. На этом основании их даже относят к отделу цианобактерий и рассматривают как один из отделов царства бактерий.

Клетки цианей в среднем в 5–6 раз крупнее бактериальных клеток.

В отдел сине-зеленых водорослей объединяют одноклеточные, колониальные и нитчатые формы (табл. 1), различно окрашенные в зависимости от сочетания пигментов, представленных кроме хлорофилла “а” каротиноидами и фикобилина-

Отдел Сине-зеленые водоросли



A - Microcystis, B - Aphanocapsa, C, E - Chroococcus, D - Gomphosphaeria, F - Merismopedia, G - Calothrix, H - Gloeotrichia, I - Plectonema, K - Tolypothrix, L - Scytonema, M - Nodularia, N - Aphanizomenon, O - Anabaena, P - Spirulina, Q - Oscillatoria, R - Phormidium, S - Lyngbya, T - Nostoc.

ми: голубым фикоцианом и красным фикоэритрином. По составу пигментов цианеи сходны с красными водорослями.

Цианеи в существенных признаках отличаются от эукариотических водорослей. В их клетках отсутствуют ядро, митохондрии, ограниченные мембранами хлоропласты, эндоплазматический ретикулум, лизосомы, окруженные тонопластом вакуоли. Правда, многие цианеи, как и некоторые бактерии, имеют газовые вакуоли. В противоположность ко всем эукариотам некоторые цианеи, как и отдельные бактерии, могут связывать свободный азот атмосферы. Эта способность есть у нитчатых цианей с гетероцистами, которые отличаются от других клеток нити в величине и форме (рис. 1, Е, Д').

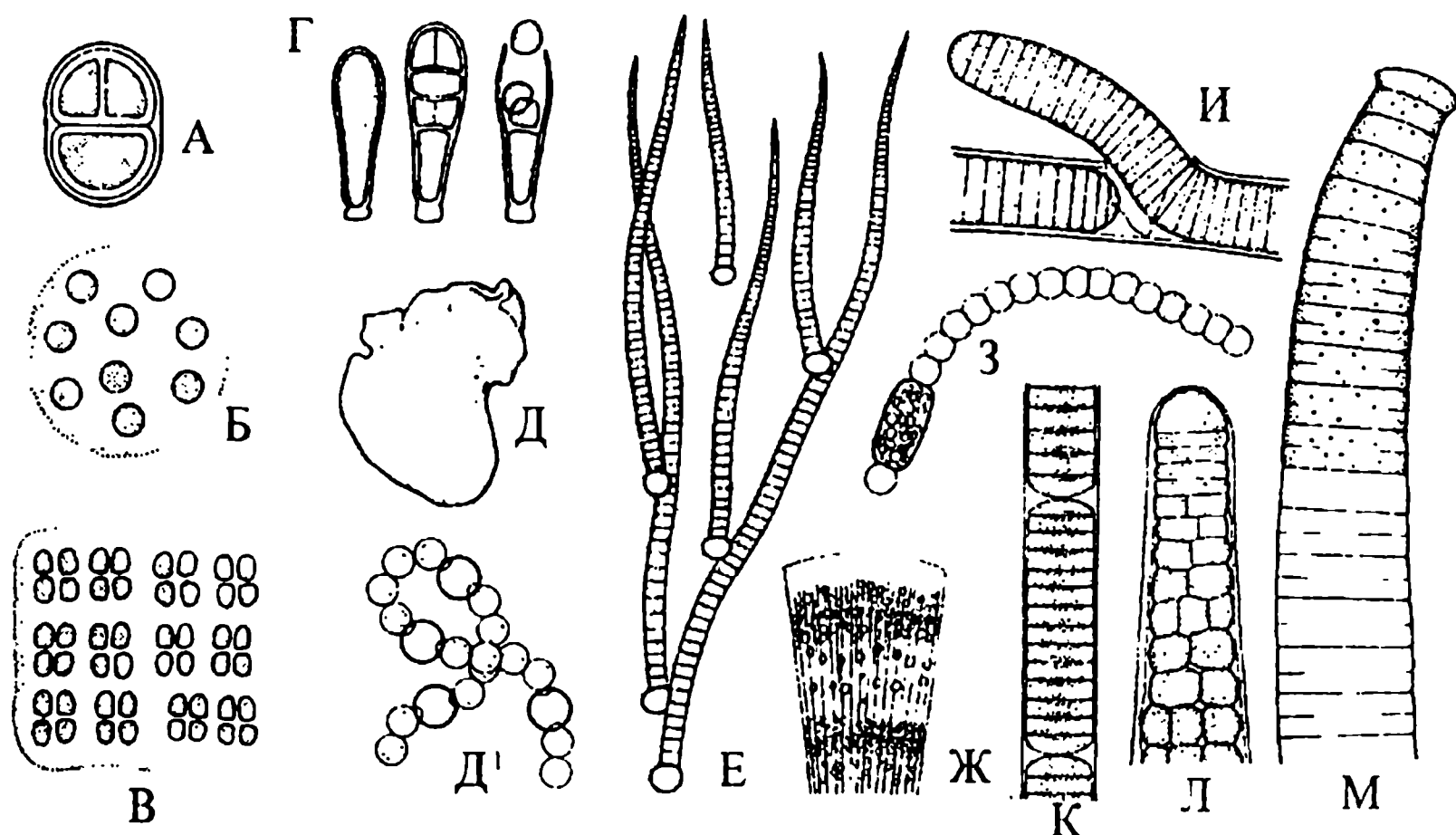


Рис. 1. Сине-зеленые водоросли.

А – *Chroococcus turgidus*. Б – *Aphanocapsa pulchra*. В – *Mérismopedia punctata*. Г – *Dermocarpa clavata*, образование эндоспор. Д – *Nostoc commune*, колония. Д' – он же, нить с 4 гетероцистами. Е – *Rivularia polyotis*, часть таллома. Ж – *Rivularia haematites*, часть таллома в поперечном разрезе с отложением извести и годичными слоями. З – *Cylindrospermum stagnale*, с удлиненной покоящейся клеткой и круглой гетероцистой на конце нити. И – *Plectonema wollei*, с ложным ветвлением. К – *Lyngbia aestuarii*, образование гормогониев. Л – *Stigonema mamillosum*, верхушка нити. М – *Oscillatoria princeps*, верхушка нити, различные стадии деления клеток.

В гетероцистах синтезируются азотосодержащие соединения, которые через тонкие каналы проводятся в соседние клет-

ки. Прочная клеточная стенка состоит как и у бактерий, из *муреина*. У эукариотических водорослей и грибов это вещество не обнаружено. Целлюлоза в составе стенки в значительной степени отсутствует, есть только в гетероцистах. Снаружи клетки очень часто имеется чехол из слизи. Структура чехла хорошо видна в электронный микроскоп. Наряду с аминокислотами чехол содержит жирные кислоты и полисахариды в виде микрофибрилл. Ультраструктура клеточной стенки такая же, как и у эубактерий, и состоит из 4-х слоев, среди них ведущая роль принадлежит муреину.

Большинство нитчатых видов способны совершать волнообразные и вращательные движения вперед со скоростью 2–11 мкм/с. Движение возможно только на твердом и влажном субстрате. Оно происходит, вероятно, за счет сокращения микрофибрилл. Наружные слои муреина в клетках нити закручиваются и способны через трение о субстрат совершать вращательное движение. К вращательному движению вперед способны только нити осциллятории, в то время как другие виды способны двигаться вперед без одновременного вращения. Обычно эти виды выделяют слизь через тонкие поры стенки, которая способствует движению. В центральной, бесцветной части клетки цианей, называемой *нуклео-* или *центроплазмой*, лежат палочковидной, сетчатой, или нитчатой формы элементы, содержащие ДНК. Они в совокупности представляют собой ядерный эквивалент и называются хроматиновым аппаратом. При делении клетки весь этот комплекс удваивается и разделяется поровну между дочерними клетками.

Центроплазма не резко отграничена от периферической части клетки – окрашенной *хроматоплазмы*. Хроматоплазма очень вязкая, в противоположность протоплазме эукариотических клеток. В ней диффузно распределены рибосомы, лежащие на тиллакоидах. С тиллакоидами связан ассимиляционный пигмент хлорофилл “а” и дополнительные пигменты: каротиноиды, особенно бета-каротин, отчасти зеаксантин и микоксантофилл. Два нерастворимых в воде хромопротеида, как дополнительные фотосинтетические пигменты, фикоциан (голубой) и фикоэритрин (красный) получили названия *фикобилинов*. Фи-

кобилины у цианей как и у красных водорослей локализованы в тельцах, которые называются фикобилисомами и распределены кучками на тиллакоидах, примерно на одинаковом расстоянии друг от друга.

В качестве запасного вещества накапливается между тиллакоидами цианофициновый крахмал в виде зерен, а также азотосодержащие вещества в виде мелких телец из полимеров аминокислот аргинина и аспаргина. Фосфорсодержащие вещества построены из нуклеотидов, высокополимерных фосфатов, содержат волютиновые зерна. Они служат для получения энергии АТФ.

Газовые вакуоли рассеяны по всей клетке или располагаются у поперечных перегородок, состоят из тесно упакованных, наподобие сот, покрытых мембраной газовых пузырей. Мембраны газовых пузырей состоят из белка.

Единичные цианеи являются одноклеточными (*Dermocarpa* и др.). Довольно обычны ценобиальные формы (*Chroococcus*, рис. 1А; *Merismopedia*, рис. 1В). Неразветвленные нитчатые формы без гетероцист (*Oscillatoria*, рис. 1М) и с гетероцистами (*Nostoc*, *Cylindrospermum*, рис. 1Д, 3). Нити с ложным ветвлением (*Plectonema*, рис. 1И) и настоящим ветвлением или нити с гетерополярной дифференциацией (*Rivularia*, рис. 1Е). Ложное ветвление возникает через разрыв нити на части, которые из слизистого чехла материнской нити вырастают наружу. В противоположность ему, настоящее ветвление происходит путем деления клеток нити. При этом деление клеток происходит параллельно продольной оси нити и разделившиеся клетки остаются соединенными. Например, *Stigonema mamillosum* (рис. 1Л.) У многих цианей большое число клеток расположено в общей слизи, образуя ценобии.

Размножение цианей происходит путем деления клеток. Нитчатые формы растут интеркалярно, за счет деления всех клеток нити, образование поперечных стенок идет от периферии клетки к центру (центрипетально) и не всегда клетки соединены плазмодесмами, т.е. поперечные стенки лишены пор. Нитчатые цианеи размножаются путем фрагментации нити с образованием *гормогониев*. Гормогоний – участок нити из

молодых и не специализированных клеток, потом вырастающих в новые нити. У отдельных одноклеточных форм внутри увеличивающейся материнской клетке возникает большое число *эндоспор*, которые выходят наружу и опять прорастают в новую особь. Известны виды с продольно удлинёнными клетками, которые в базальной части остаются стерильными, а в апикальной могут каждый раз образовывать *эндоспоры* (например, *Dermocarpa clavata*, рис. 1Г). Возникают у цианей и *эктоспоры*, которые отделяются от верхушки материнской клетки. Эндоспоры и эктоспоры без жгутиков. К перенесению неблагоприятных условий у нитчатых форм откладываются питательные запасные вещества, увеличивается размер клеток и сильно утолщается клеточная стенка. Возникают *гормоцисты* – покоящиеся участки нити с толстыми стенками. Гормоцисты прорастают в гормогонии. У одноклеточных форм образуются покоящиеся клетки – акинеты. Половое размножение неизвестно.

Систематика. Отдел Cyanophyta представлен одним классом – Cyanophyceae, в котором различают две группы по ступеням организации. На этом основании в составе класса выделяют два подкласса, правда, это деление не может соответствовать естественным филогенетическим единицам.

Подкласс Cocconeae – Кокковые. Объединяет одноклеточные и ценобиальные формы. Размножение происходит путем деления клетки. Ценобии шаровидные или в форме табличек из одноклеточных клеток, а также в виде коротких нитей, но клетки нитей не соединены плазмодесмами. В составе подкласса 2 порядка.

Порядок Chroococcales – Хроококковые. В этот порядок объединяют одноклеточные и ценобиальные формы. Размножение происходит путем деления клеток пополам. При этом рост дочерних клеток не происходит до нормальной величины материнской клетки. Поэтому можно говорить о размножении с образованием *напоцитов*. Виды рода *Chroococcus* и *Gloeocapsa* образуют клетки, которые путем деления внутри формируют 2–4-х или 8-ми клеточные шаровидные ценобии. У хроококка дочерние клетки полушаровидные (рис. 1А), в то время как у глеокапсы они яйцевидной формы и лежат в утолщенном слизистом чехле. Виды обоих родов распростра-

нены в виде слизистых налетов, корочек на влажных скалах и камнях. Некоторые виды глеокапсы встречаются в воде, обычно на рдестах, кувшинках и др. Рода *Aphanocapsa* – афанокапса, *Microcystis* – микроцистис и *Merismopedia* – мерисмопедия (рис. 1Б, В) имеют ценобии из большого числа клеток. Ценобии у видов микроцистис неправильной формы, слизистые, образованы клетками, делящимися во всех направлениях. Ценобии мерисмопедии имеют форму табличек из шаровидных клеток, делящихся в двух направлениях. Род микроцистис широко представлен в планктоне пресных водоемов, часто развивается массово, вызывая “цветение” воды.

Порядок Chamaesiphonales – Хамесифоновые. Содержит одноклеточные и коротко-нитчатые, не ветвящиеся формы, дифференцированные на вершину и основание, которым прикрепляются к субстрату. Клетки нитей изолированы друг от друга. Размножаются посредством эндоспор и экзоспор. Эндоспоры образует *Dermocarpa* – дермокарпа (рис. 1Д), виды которой распространены в пресной и морской воде. С помощью экзоспор размножаются виды рода *Chamaesiphon* – хамесифон, широко представленные в пресных водах.

Подкласс Hormogoneae – Гормогоновые. В подклассе объединены длинно-нитчатые не ветвящиеся и ветвящиеся водоросли, клетки которых в значительной степени дифференцированы. В подклассе три порядка.

Порядок Oscillatoriales – Осцилляторные. Объединяет водоросли, у которых нет дифференциации клеток на гетероцисты и акинеты. Только вершущие клетки нити отличаются по форме от остальных. Деление клеток нити всегда идет в одном направлении, ветвление отсутствует. Виды рода *Oscillatoria* – осциллятория широко распространены в воде, иле, грязи. Рост нитей интеркалярный. Размножаются гормогониями. Очень близок к осциллятории род *Spirulina* – спиролина, нити которой скручены в правильную спираль. Некоторые виды спиролины содержат большое количество протеина, витаминов и с давних времен используются в пищу. Так же широко распространены рода *Phormidium* – формидиум, *Lyngbya* – лингбия, *Plectonema* – плектонема (рис. 1 К, И).

Порядок Nostocales – Ностоковые. Объединяет водоросли с гетероцистами. Деление клеток происходит только вертикально относительно продольной оси нити. Размножение, как и у осцилляториевых – гормогониями. Род *Nostoc* – носток образует в воде и на влажной почве шаровидные или неправильной формы студенистые массы, в которых располагаются нити. Как планктонные формы живут рода *Cylindrospermum* – цилиндроспермум, *Aphanizomenon* – афанизоменон и *Anabaena* – анабена. Они образуют покоящиеся клетки – акинеты. У эпифитных водорослей рода *Rivularia* – ривулярия (рис. 1Е) нить дифференцирована на вершину и основание. В основании лежит гетероциста, а на вершине клетки постепенно переходят в бесцветные волоски.

Порядок Stigonematales – Стигонемовые. В этот порядок объединяют хорошо дифференцированные формы, у которых имеется настоящее деление нитей. Размножение гормогониями. У рода *Stigonema* хорошо видно разделение нити на вершину и основание (рис. 1Л). Верхушка отчленяет сегменты, которые разделяются продольными и поперечными стенками. Такая многорядная нить образует боковые ветви.

Отдел Prochlorophyta – Прохлорофитовые.

Недавно были открыты сине-зеленые водоросли, живущие в симбиозе с морскими асцидиями, у которых нет фикобилинов, а имеются хлорофиллы “а” и “b” Это послужило основанием для выделения их в самостоятельный отдел.

Филогения цианей. Цианеи – древнейшая группа среди автотрофов. Остатки их известны с докембрийских отложений. Достоверно и обильно отмечены 1,9 млрд. лет назад. Массово 1,5–1,2 млрд. лет. По строению клетки и химизму клеточной стенки цианеи очень близки к бактериям. В некоторых системах их рассматривают как фотосинтезирующие бактерии и называют цианобактериями. По составу фотосинтезирующих пигментов цианеи сходны с эукариотическими красными водорослями, но гораздо древнее их. Начиная с палеогена цианеи представлены уже современными родами. С тех пор они эволюционировали сравнительно мало в морфологическом

отношении. Вероятно, первичные цианеи были представлены одноклеточными, не одетыми оболочками формами, от которых произошли кокковые и гормогониевые. Между этими группами прямых родственных связей нет. От кокковых, в результате неполного деления клеток, могли возникнуть первичные гормогониевые, без гетероцист. От них эволюция шла по трем основным направлениям: одно из них привело к становлению современных осцилляториевых; два других – к разделению функций между клетками первичного нитчатого таллома и появлению современных ностоковых и стигонемовых.

Распространение и образ жизни цианей. Среди цианей известно около 2000 видов, распространенных по всей Земле. Они часто видны не вооруженным глазом как студенистые массы в форме тонко-нитчатых или пластинчатых образований. Живут как в пресных водоемах, так и морях. В горячих источниках при температуре $+75^{\circ}\text{C}$, на влажной почве от тундр до пустынь, на коре деревьев и скалах от Арктики до Антарктиды. На поверхности скал, где наблюдаются большие колебания температур и влажности, цианеи живут как эпилиты. Частично могут жить в трещинах скал как эндолитические формы. Отдельные эндолитические формы способны растворять известковые горные породы, другие (например, *Rivularia*, *Schizothrix*) накапливают в слизистом чехле мел. У водорослей, обитающих в теплых морях, в слизистом чехле откладываются слоистые строматолиты, а у обитателей пресных вод откладывается мел и известковый туф. Строматолиты широко представлены в докембрийских отложениях, и можно полагать, что цианеи принадлежат к этой же исторической эпохе Земли и были широко уже распространены.

Некоторые виды, массово развиваясь в пресных и солоноватых водах, вызывают “цветение” воды. *Oscillatoria rubens* вызывает в эвтрофных водоемах красное цветение воды. *Trichodesmium erythraea* (от избытка фикоэритрина имеет красный цвет) вызывает в Красном море цветение воды, что и послужило причиной для названия данного моря. Другие виды, как *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*, массово развиваясь в пресных водах, образуют ядовитые пептиды, кото-

рые вызывают гибель рыб. Большая биомасса от цветения *Spirulina platensis* в Западноафриканских озерах – главный продукт питания птенцов фламинго.

Во многих родах имеются виды, которые связывают свободный азот атмосферы. Ежегодно на 1 га цианеи накапливают до 50 кг азота. В противоположность многим бактериям фиксирование свободного азота осуществляют свободно живущие в почве цианеи. Их вклад в экосистему гораздо больше чем тот, который вносят азотофиксирующие бактерии.

Многие рода вступают в симбиоз с другими организмами. Часто водоросли лишайников – это различные виды цианей. Некоторые виды живут в тканях высших растений. Так *Anabaena* живет в листьях водного папоротника *Azolla*. *Nostoc* – в талломе печеночных мхов, в корнях саговника. Они способствуют снабжению азотом партнеров. Эндобиотические цианеи живут внутри клеток бесцветных жгутиковых организмов, выполняя в них функцию пластид.

ГЛАВА 4

ЭУКАРИОТИЧЕСКИЕ ВОДОРОСЛИ

Эукариотические водоросли (водоросли в узком понимании) одно- или многоклеточные, различно окрашенные, первично фотоавтотрофные растения, талломной организации, большей частью живущие в воде. Термин водоросли (*Algae*) встречается уже в работах К.Линнея (1754). Раздел ботаники, занимающийся изучением водорослей, получил название – альгология.

Хлоропласты водорослей содержат фотосинтетические пигменты и различно окрашенные дополнительные пигменты. Пластиды всех этих водорослей содержат хлорофилл и чаще всего дополнительные хлорофиллы “b” “c” каротиноиды, ксантофиллы и редко фикобилины. Донором электронов для фотосинтеза служит вода.

Гамето- и спорообразующие органы не имеют многоклеточной стенки и лишь позднее могут быть окружены срастаю-

щимися покровами (см. Харовые). Спорангии всегда, а гаметангии в большинстве – одноклеточные. Гаметангии водорослей отличаются от антеридиев и архегониев споровых растений, у которых их стенка многоклеточная. Мужские гаметангии водорослей, в которых формируются мужские гаметы со жгутиками (сперматозоиды), называют *сперматогониями* (рис. 30). Женские гаметангии с яйцеклеткой называют *оогониями*. Женский гаметангий с особым развитием после оплодотворения у красных водорослей называют *карпогоном* (рис. 52).

Зигота никогда не развивает внутри женского гаметангия многоклеточный зародыш. У большинства групп водорослей гаметы и зооспоры со жгутиками. Число жгутиков у различных групп варьирует от 1 до многих. Жгутики имеют характерную структуру для эукариот 2+9. Жгутики располагаются либо на переднем конце, либо сбоку. Они или одинаковой длины (изоконты), или же один из них длиннее (гетероконты), гладкие либо с мастигонемами. *Мастигонемы* – волосовидные образования, расположены на поверхности жгутика в 2 или 1 ряд. В этом случае обычно короткий жгутик – гладкий, длинный – с мастигонемами. У немногих групп водорослей нет жгутиковых стадий (зигнемовые, пеннатные, красные).

Водоросли в ходе своей эволюции сформировали талломы различных ступеней организации – от одноклеточных до многоклеточных, морфологически высоко дифференцированных. Некоторые группы бурых водорослей имеют высоко дифференцированные тканевые талломы. Но эти образования не содержат проводящих структур, которые можно сравнить с проводящими пучками у высших растений. Правда, у бурых водорослей можно обнаружить одноклеточные ситовидные проводящие элементы как у высших растений. Нередко талломы водорослей имеют сходный облик с высшими растениями, без анатомической дифференциации. Таллом их можно разделить на листовидную часть (филлоид), стеблевидную часть (каулоид) и ризоид (рис. 41).

Морфологические ступени организации водорослей. Можно различать следующие морфологические группы водорослей, отличающиеся степенями организации.

1. Амебоидная (= ризоподиальная) присуща одноклеточным водорослям лишенным твердой оболочки. Голые одиночные клетки образуют псевдоподии, которыми могут поглощать твердые частицы. В случае продолжения их в тонкие нитевидные образования, возникает ризоподиальная ступень (рис. 35Б,В).

2. *Монадная ступень* свойственна одноклеточным водорослям, активно движущимся с помощью жгутиков (рис. 4, 5, 9). Разновидностью монадной организации являются подвижные ценобии и колонии. Ценобии – это колонии с постоянным числом клеток от возникновения до смерти. Часто монадная ступень организации принимается за исходную.

3. *Капсальная ступень* характеризуется тем, что клетки неподвижны и остаются в массе общей слизи. Жгутики при этом редуцируются. Клетки в слизистой массе могут формировать нитчатой формы ценобии (рис. 36). В капсальной ступени можно различать пальмеллоидную стадию, когда подвижные клетки в неблагоприятных условиях теряют жгутики и покрываются слизью.

4. *Кокоидная или коккальная ступень* характеризуется одиночными неподвижными клетками в вегетативном состоянии. Разновидностью этой ступени являются ценобиальные и агрегативные образования (рис. 14,15).

5. *Трихальная или нитчатая ступень*. одноклеточные клетки образуют неразветвленные или ветвящиеся нити с диффузным (интеркалярным) или верхушечным ростом (рис. 17).

6. *Разнонитчатая или гетеротрихальная ступень* представляет усложненный вариант нитчатой, для нее характерны две системы нитей: стелющихся по субстрату и отходящих от них вертикальных нитей (рис. 19, 20).

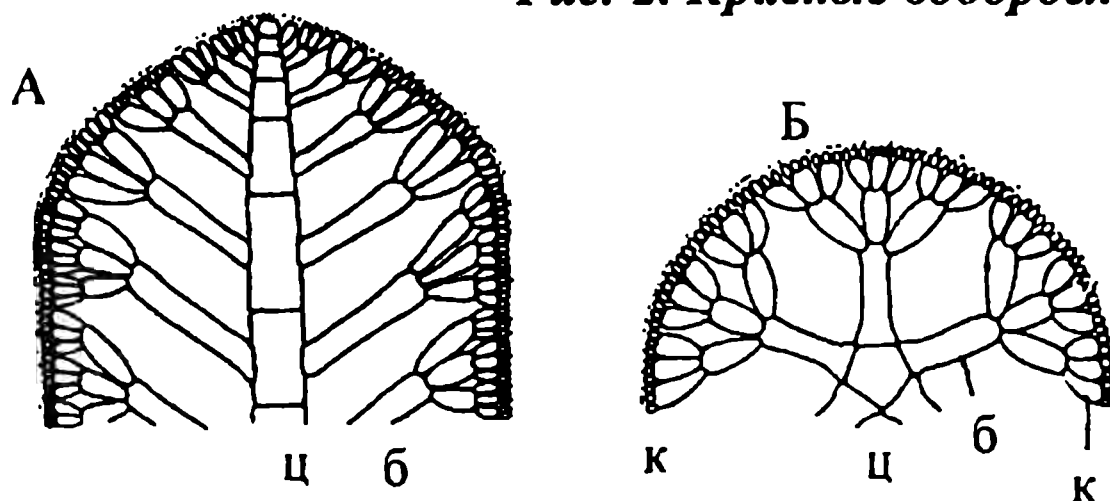
7. *Сифонокладиевая ступень* представлена талломами с многоядерными клетками, образующими нити (рис. 23).

8. *Сифональная ступень* отличается отсутствием клеточных перегородок. Таллом в форме одиночной многоядерной клетки, шаровидной или нитчатой формы, макроскопический (рис. 24) и значительный по массе.

9. *Плектенхимная или псевдопаренхиматическая ступень* организации таллома характеризуется тем, что нити или боковые ветви переплетаются в виде войлока друг с другом, склеива-

ются, образуя подобие тканей. Такие талломы характерны для красных водорослей (рис. 2).

Рис. 2. Красные водоросли. *Chondria tenuissima*



А — схематический продольный и В — поперечный разрез таллома; ц — центральная нить, б — боковые нити, к — кора.

10. Тканевая ступень организации отличается тем, что комплекс делящихся клеток остается соединенным в единую ткань. У высокоорганизованных бурых водорослей появляется уже настоящая ткань, формирование которой происходит благодаря деятельности единственной вершущечной клетки, все потомки которой остаются соединенными между собой (рис. 3 Б, В, Д).

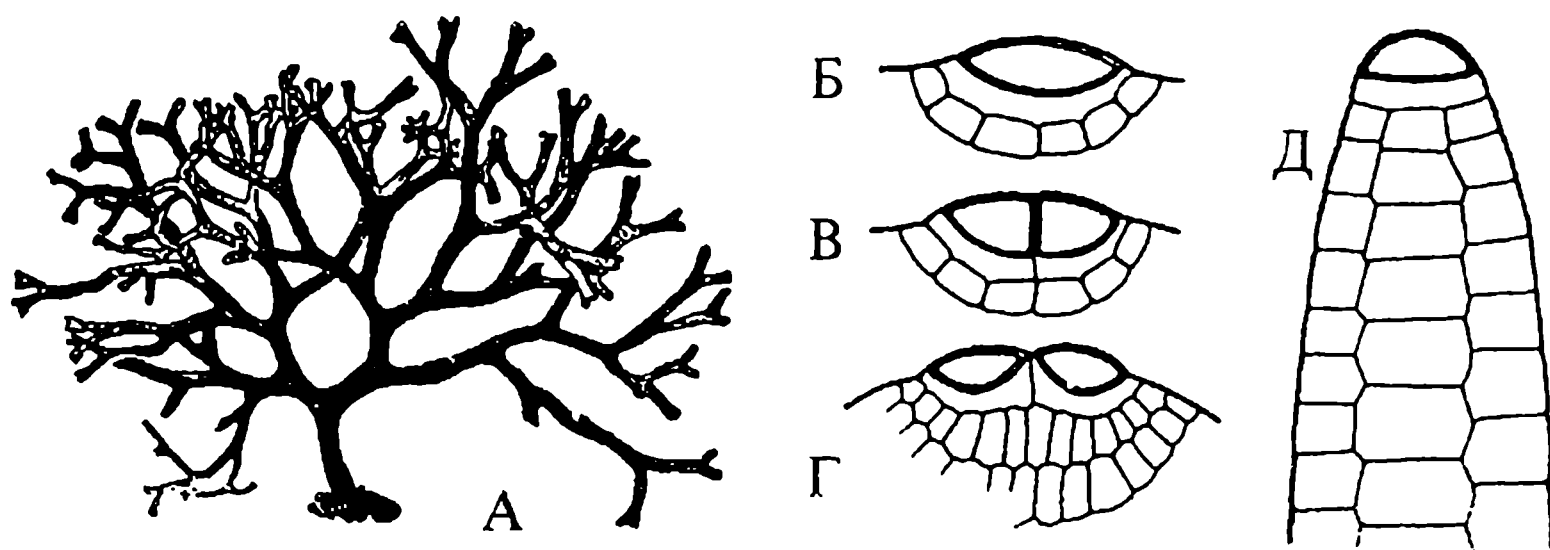


Рис. 3. Бурые водоросли. *Dictyota dichotoma*.

А — внешний облик. Б — вершущечная линзовидная клетка. В-Г — продольное деление вершущечной клетки начало образования дихотомического ветвления. Д — продольный разрез через трехслойный таллом.

Вершущечная клетка образует — как и в нитчатом талломе — сегменты только в одном направлении, которые растут и делятся, превращаясь в трехмерную клеточную ткань. Так возникает тканевый таллом разнообразной формы: шнуровидный, листовидный, сильно сплюснутый (например у диктиоты).

Перечисленные ступени организации талломов встречаются в разных отделах водорослей и являются прекрасными при-

мерами параллелизма в эволюции. Параллелизм объясняется довольно просто. Установлено, что монадная особь часто теряет жгутики и переходит в ризоподиальное, пальмеллоидное и коккоидное состояние. Возврат в исходное состояние происходит легко. Если такие случайные состояния будут длительными и наследственно закреплены в жизненном цикле, то получаются соответствующие ступени организации. Нитчатый таллом легко возникает из монадной и коккоидной ступеней.

Другая причина параллелизма – однородность водной среды по сравнению с сушей, что и определило однотипный ход эволюции.

Размножение водорослей. Вегетативное размножение водорослей происходит путем деления клетки на две, разрывом нити на отдельные участки или при распаде колоний. Бесполое размножение (в узком смысле) осуществляется с помощью зооспор или спор. *Зооспора* обычно грушевидной формы с 2–4 жгутиками одинаковой или разной длины. Зооспора имеет пульсирующие вакуоли, часто стигму (глазок), хлоропласт. Споры без жгутиков называют *апланоспорами*. Зооспоры возникают либо в зооспорангиях, либо в обычных вегетативных клетках.

Половое размножение широко распространено у всех групп водорослей. Половой процесс заключается в слиянии двух половых клеток – гамет. Гаметы всегда содержат гаплоидный набор хромосом. В результате образуется зигота. Ядро зиготы несет двойной набор хромосом, т.е. диплоидно. Диплоидное ядро зиготы либо мейотически (редукционно) делится и образовавшиеся гаплоидные зооспоры прорастают в новые гаплоидные растения, либо зигота прорастает без мейоза в новое диплоидное растение.

Половой процесс протекает в форме холо-, изо-, гетеро-оогамии. При хологамии сливаются друг с другом цельные вегетативные одноклеточные особи. При изогамии сливаются гаметы одинаковой величины (рис. 17 З,Е). *Гетерогамия* или *анизогамия* заключается в слиянии подвижных гамет различного размера (рис. 24 Д¹). При оогамии с неподвижной, лишенной жгутиков женской гаметой – яйцеклеткой сливается снабженная жгутиком мужская гамета – сперматозоид. При слия-

нии содержимого протопластов двух безжгутиковых, вегетативных клеток, выполняющих функцию гамет, половой процесс получил название *конъюгации* (рис. 27). Если копулируют гаметы из одной особи, то водоросль называют *гомоталличной*. При копуляции гамет из разных особей – водоросль будет гетероталличной. Так как *гетероталлические* особи морфологически не различаются, их физиологическое различие обозначают знаками “+” и “–” (рис. 31А).

Циклы воспроизведения водорослей. Жизненный цикл или цикл воспроизведения – это свойственная данному виду последовательность стадий развития от одного исходного состояния до его повторения. Например, от особи до особи, от споры до споры и т.д. В жизненном цикле водорослей можно выделить три основных типа с некоторыми вариациями.

1. Гаплоидный тип, при котором сама водоросль гаплоидна, диплоидна только зигота, которая мейотически делится. В этом типе жизненного цикла происходит только чередование ядерных фаз (рис. 31А). Зигота – единственная диплоидная фаза в цикле развития, вся гаплоидная фаза проходит в вегетативном состоянии, при этом водоросль является *гаплонтом*. Такой жизненный цикл характерен для многих зеленых водорослей.
2. Гапло-диплоидный тип отличается тем, что происходит чередование гаплоидных и диплоидных генераций и ядерных фаз. В этом типе имеются две самостоятельно живущие генерации – *гаметофит* и *спорофит* (рис. 31Б). Гаметофит – половая, гаплоидная генерация. На нем в гаметангиях формируются гаметы. При их слиянии возникает зигота, прорастающая без редукционного деления в диплоидное растение – диплоонт. На нем возникают зооспорангии или спорангии, в которых в результате мейотического деления возникают гаплоидные мейозоспоры или апланоспоры. При их прорастании возникают новые гаплоидные растения. Диплоидные особи, формирующие зооспоры или апланоспоры, называют спорофитами. Диплоидный спорофит – бесполовая генерация. Если обе генерации (гаметофит и спорофит) морфоло-

гически одинаковы, то такую смену поколений называют *изоморфной*, а жизненный цикл – гапло-диплоидным с изоморфной сменой генераций. Если обе генерации различимы по внешнему виду – такую смену называют *гетероморфной* (рис. 31В). Изоморфная смена генераций характерна для морских улотриксковых (ульва), встречается у бурых водорослей (диктиота, рис. 46Б). Гетероморфная смена генераций особенно распространена среди бурых водорослей (рис. 46А,В,Г).

3. Диплоидный тип отличается тем, что вся вегетативная фаза диплоидна. Редукционное деление происходит только при формировании гамет и зигота прорастает в диплоидное растение. Примером могут служить циклы развития диатомовых водорослей (рис. 38).

Классификация эукариотических водорослей. Существуют различные системы классификации водорослей. При этом единого подхода к установлению основных отделов нет. Это связано с различным пониманием таксономической категории “отдел” и относительно слабо разработанной филогенией этих организмов (Зеров, 1972).

В книгах “Жизнь растений” (1977) и “Систематика низших растений (1981) выделено 9 отделов водорослей: Эвгленовые, Зеленые, Пиррофитовые, Золотистые, Желто-зеленые, Диатомовые, Бурые, Харовые и Красные.

Современные системы водорослей построены на ультраструктуре клетки и биохимических данных. Оба показателя, в сочетании с анатомо-морфологическими критериями, позволили выделять более естественные единицы в ранге отделов. Ниже приведена система таксонов, которая использована в данной книге. Указаны только отделы, но для крупных отделов даны и классы: Euglenophyta – Эвгленовые, Cryptophyta КRYPTOФитовые, Dinophyta – ДИНОФитовые (Пиррофитовые, Динофлагелляты), Haptophyta – Гаптофитовые, Chlorophyta Зеленые водоросли, классы: Chlorophyceae, Zygnematomorphyceae (Conjugatomorphyceae), Charophyceae; Heterocontophyta (Chromophyta), классы: Chloromonadophyceae, Xanthophyceae, Chrysophyceae, Bacillariophyceae (Diatomae), Phaeophyceae;

Rhodophyta. Chrysophyceae – Золотистые, Pyrrophyceae – Пиррофитовы, Diatomeae — Диатомовые, Phaeophyceae – Бурые водоросли в ряде систем рассматриваются в ранге отделов.

Происхождение водорослей. Все отделы водорослей, кроме красных, берут свое начало от различно окрашенных, одноклеточных жгутиковых организмов. Доказательством этому служит сходство строения и химизм клеток. Зооспоры водорослей, как правило, не отличаются от зооспор Flagellatae. Поэтому в современных системах группы окрашенных жгутиковых организмов объединены с соответствующими отделами водорослей. У большинства отделов водорослей наблюдается замечательный параллелизм, который выражается в том, что в разных отделах, самостоятельных по своему происхождению, встречаются сходные ступени организации таллома и сходные типы циклов воспроизведения. Все существующие ныне группы водорослей – это пробные модели природы, дошедшие до нас из различных геологических эпох.

ОТДЕЛ EUGLENOPHYTA – ЭВГЛЕНОВЫЕ

Отдел охватывает одноклеточные монадной ступени организации водоросли, которые в определенных жизненных условиях могут переходить в капсальную стадию. Клетки различной формы, часто винтообразной, с простой, преимущественно протеиновой (белковой), оболочкой, называемой *пелликулой*. Пелликула располагается под плазмолеммой и состоит из многочисленных тесно расположенных и подвижно соединенных друг с другом полос и пластин, начинающихся от глотки и покрывающих по спирали всю клетку. У некоторых видов протопласт снаружи клетки образуется панцирь (домик) коричневого цвета с отверстием, из которого выступает жгутик (*Trachelomonas*, рис. 4Е). Цвет домика зависит от солей железа и марганца, которые в нем откладываются.

На переднем конце тела расположено бутылковидное углубление, ампула, которая разделяется на воронковидную и каналовидную части (рис. 4В). Ампула окружена пульсирующими вакуолями, которые являются органами осморегуляции. Они изливают свое содержимое в ампулу, из нее через глотку

оно выводится затем наружу. От основания ампулы из базальных телец выходят наружу два жгутика, реже несколько. Иногда один из них очень короткий и за пределы ампулы не выступает. В этом же месте на спинной стороне ампулы располагается светочувствительная органелла – фоторецептор. Вблизи от ампулы расположены стигма или красный, от каротиноидов, глазок. Стигма окружена мембранами внутри которых располагаются липиды в виде капель.

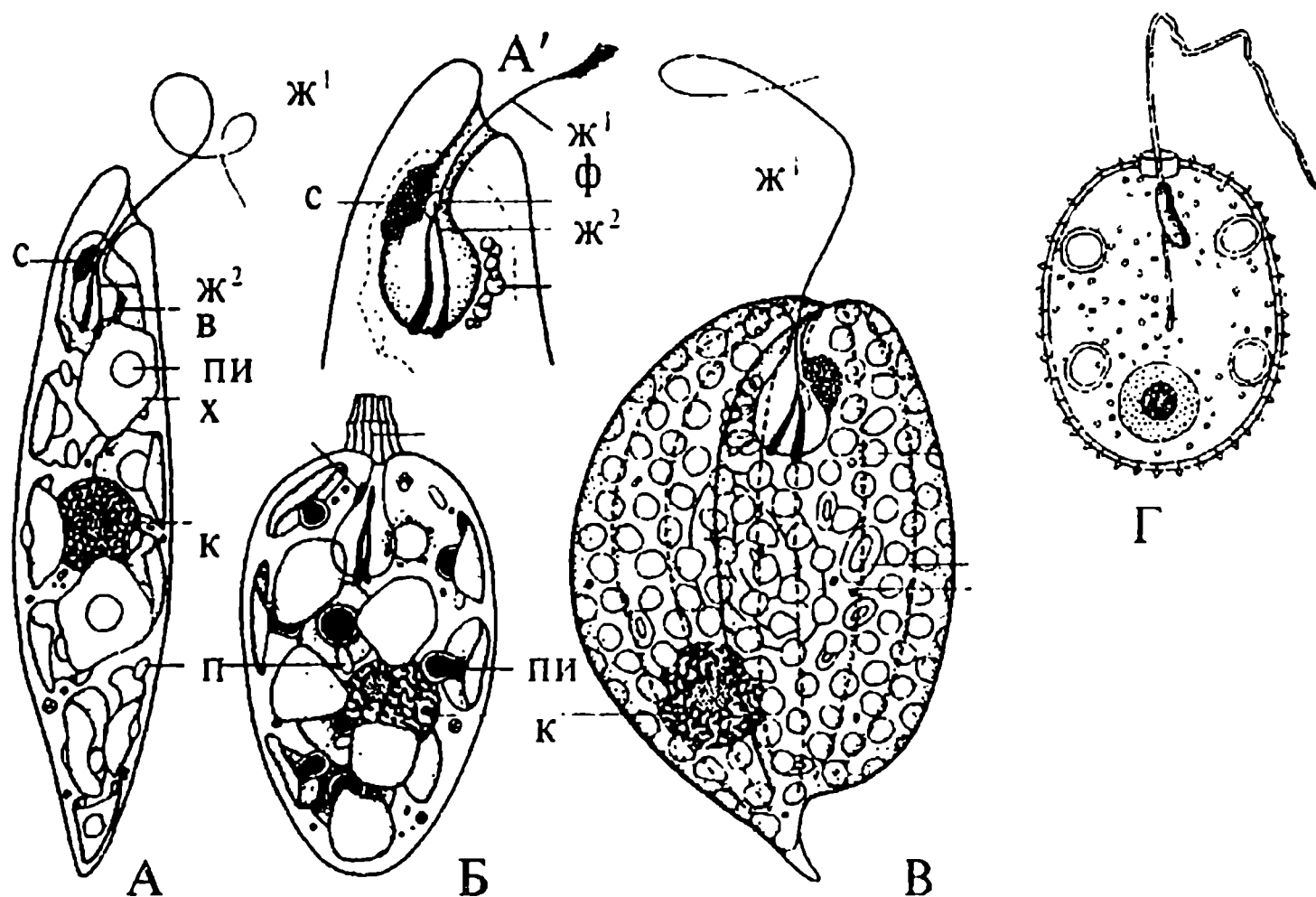


Рис. 4. Эвгленовые водоросли.

А – *Euglena gracilis*. А' – увеличенная передняя часть тела, детали строения. Б – *Colacium mucronatum*. В – *Phacus triqueter*. Г – *Trachelomonas*. х – хлоропласт, ж¹, ж² – жгутики, ф – фоторецептор, к – клеточное ядро, п – свободные парамилон, пи – пирсноид с парамилонным покровом, с – стигма (глазок), в – пульсирующие вакуоли.

Длинный жгутик с мастигонемами, короткий – гладкий. Полагают, что движение клетки происходит за счет вращательного движения вдоль оси. Например, клетка эвглены за секунду продвигается вперед на длину своего тела.

Хлоропласты зеленого цвета, по содержанию пигментов сходны с зелеными водорослями: хлорофиллы “а” “b”, бета-каротин и следы альфа-каротина. Вместе с тем, в клетке есть ксантофиллы, не известные в растительном царстве. Хлороп-

пласты имеют покровы их трех мембран, которые не соединены с эндоплазматическим ретикуломом и мембранами ядра. В хлоропластах тиллакоиды (тиллакоиды – уплощенные, одетые мембраной мешочки или пузырьки, содержащие хлорофилл и каротиноиды) состоят из трех ламелл. Запасным веществом является полисахарид парамилон, находящийся в виде зерен дисков в цитоплазме, а не хлоропласте. Наряду с ним обычны фосфолипиды, особенно у бесцветных форм.

Не менее интересно и ядро. При его делении в течение всего митоза сохраняется ядерная оболочка, ядрышко делится перетяжкой, а веретена деления нет. В интерфазном ядре хорошо видны хромосомы.

Размножаются эвгленовые продольным делением клетки как в подвижном, так и в неподвижном состоянии. Половое размножение неизвестно.

В настоящее время известно около 8000 видов и 40 родов различных эвгленовых. Они распространены большей частью в пресных водоемах. Виды эвглени (рис. 4А) широко распространены в эвтрофных (богатых органическими соединениями) водоемах. Виды *Phacus* – факус (рис. 4D) также типичны для пресных водоемов. Клетки его уплощены в виде листовой пластинки с килевидным выростом, а у многих на конце имеется прямой или загнутый отросток.

Несмотря на то, что большинство видов фотоавтотрофы, наблюдается тенденция к поглощению органических веществ одновременно с фотосинтезом. Многие бесцветные формы перешли на гетеротрофный способ питания. Некоторые из них являются фаготрофами, т.е. заглатывают бактериальные клетки, клетки цианей, дрожжей.

Граница между растительной и животной организацией здесь относительна. *Euglena gracilis* при культивировании в темноте лишается хлорофилла и тиллакоидов. Остаются тельца, напоминающие протопластиды. Они сохраняют способность к делению и в темноте. При освещении эти тельца превращаются в хлоропласты и опять участвуют в фотосинтезе.

Систематика. В отделе один класс, в пределах которого можно выделить 6 порядков на основе строения жгутикового аппарата. Центральный порядок *Euglenales* – Эвгленовые.

Эвгленовые водоросли активно участвуют в процессе самоочищения водоемов, причем некоторые виды являются индикаторами степени загрязненности воды. В лабораториях эвгленовые водоросли используются для биологических исследований и представляют собой хорошие объекты для изучения фотосинтеза, хлоропластов, фототаксиса и т.д. В медицине *Euglena gracilis* является популярным объектом для выяснения действия антибиотиков, гербицидов, ростовых веществ и др.

ОТДЕЛ СКУРТОРНУТА – КРИПТОФИТОВЫЕ

Представители этого отдела обычно одноклеточные, монадной, очень редко коккоидной и капсальной ступени организации. *Bojnbergiella* – биернбергиелла имеет нитчатый таллом. Жгутиковые клетки асимметричны, что характерно для большинства видов, не имеют клеточной стенки, а только пелликулу. Пелликула состоит из прямоугольных и полигональных протеиновых (белковых) пластин. На переднем конце клетки расположена глотка и 2 примерно одинаковой длины жгутика, оба с мастигонемами, но на одном они расположены в 2 ряда и более длинные, на другом в 1 ряд, более короткие. Жгутики направлены вперед, реже один ориентирован вдоль тела вниз (рис. 5С). Жгутики возникают выше глотки, которую выстилают сильно преломляющие свет *эжектосомы* (стрекательные структуры). Эжектосома – это тельце, состоящее из одной плотно свернутой нити, заключенной в камеру. При раздражении камера открывается и эжектосома выбрасывается наружу. Более мелкие эжектосомы расположены по всей поверхности тела в перипласте.

Криптофитовые различно окрашены: голубые, голубовато-зеленые, красноватые. Окраска обусловлена сочетанием пигментов. Хлоропласты содержат хлорофиллы “а” альфа-бета-каротин и ксантофилл диатоксантин, а также фикобилины: фикоциан и фикоэритрин. В отличие от красных и синезеленых водорослей фикобилины у криптофитов скапливаются не в фикобилисомах, а внутри тиллакоидов. Важнейшим запасным веществом является крахмал, который откладывается в пиреноидах. Пиреноиды обычно лежат вне мембран хлоропластов, внутри складок эндоплазматического ретикула.

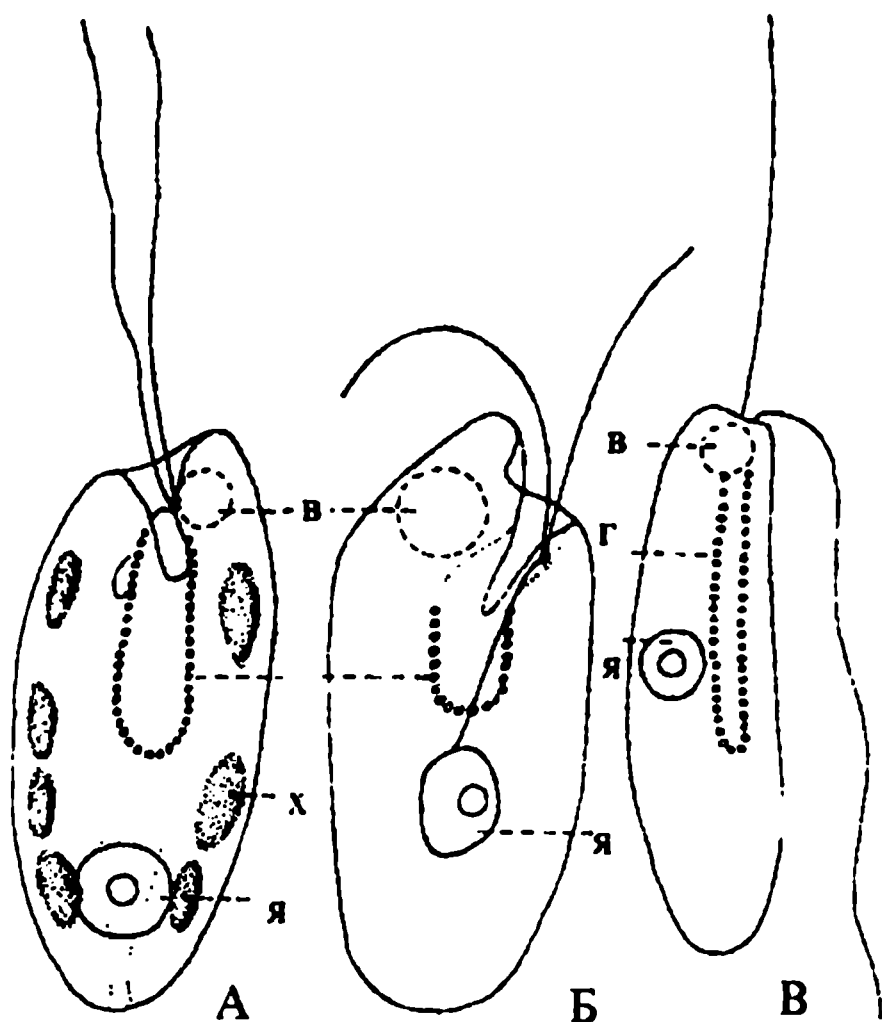


Рис. 5. Криптофитовые.

А – *Cryptomonas* sp. Б – *Chilomonas paramecium*. В – *Katablepharis* sp. х – хлоропласт, я – ядро, г – глотка, в – пульсирующая вакуоль.

Бесполое размножение происходит посредством продольного деления клетки. Половое размножение неизвестно.

В отделе один класс *Cryptophyceae* и только один порядок *Cryptomonales* криптомонадные, объединяющий 120 видов, одинаково распространенных в морях и пресных водоемах. Многочисленные виды рода *Cryptomonas* – криптомонас (рис. 5А) живут преимущественно в мезотрофных водоемах. Окрашенные в красный цвет виды рода *Rhodomonas* обитают в пресных водах и морях. Сапрофитные виды рода

Katablepharis (рис. 5В) фаготрофны. Некоторые виды сильно редуцированы и живут как эндосимбионты. Симбиотические криптофиты содержат только хлоропласты и немного митохондрий.

ОТДЕЛ НАРТОРНУТА – ГАПТОФИТОВЫЕ

Отдел охватывает водоросли монадной, капсальной, коккоидной и трихальной ступеней организации, одиночные клетки преимущественно монадного типа.

Большинство представителей живет в морях как планктонные формы. Жгутиковые клетки имеют два почти одинаковой длины жгутика, которые покрыты субмикроскопически чешуйками или узелками из органического вещества. Дополнительно к этим жгутикам, между ними, каждая клетка имеет дополнительный вырост нитевидной формы, в виде жгутика, называемого *гаптонемой* (рис. 6). Гаптонема служит не для движения, а для прикрепления к субстрату. Ее субмик-

роскопическая структура отчетливо отличается от строения жгутиков. На поперечном срезе гаптогнеммы можно видеть 6 или 7 серповидной формы трубочек, а не структуру 9+2. У многих форм гаптонема представлена очень коротким отростком. Наружная поверхность клеток окружена чешуйками, чешуями и узелками, которые образуют известковые тельца – кокколиты.

Хлоропласты желтые, желто-бурые или коричневые, содержат хлорофиллы “а” и “с”, бета-каротин и ксантофиллы. Сочетание этих пигментов и обуславливает окраску водорослей. Дополнительно к двум мембранам хлоропластов они окружены и мембраной эндоплазматической сети. Тиллакоиды сгруппированы по три, но опоясывающего тиллакоида нет. Шаровидный глазок лежит внутри мембраны хлоропласта. В этом отделе известно 25 родов и 440 видов. Они широко распространены в планктоне морей, изредка – в пресных водоемах. В составе отдела 1 класс Haptophyceae, в котором выделяют 2 порядка.

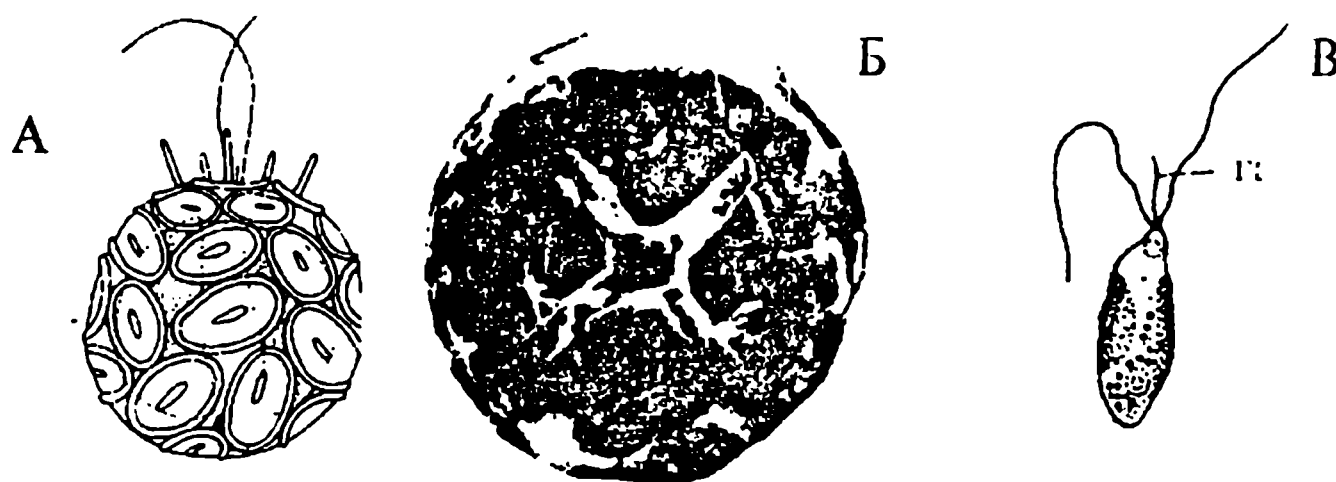


Рис. 6. Гаптофитовые. Порядок Coccolithophorales

А – *Syracosphaera pulchra*. Редуцированная гаптонема лежит между двумя жгутиками. Б – *Deflandrius*, ископаемая форма из нижнего мела. В – *Prymne*.

Порядок Prymnesiales – Примнезиевые. Объединяет формы с очень длинной гаптонемой. Например, род хризохромулина имеет гаптонему в 5 раз длиннее жгутиков. Стенки клеток хризохромулины двухслойные. Наружный слой виден только в электронный микроскоп. Он состоит из полисахаридных чешуек, расположенных радиально. Наряду с автотрофным способом питания имеется и фаготрофия. Клетки могут находиться и в амебоидной фазе.

Бесполое размножение происходит путем продольного деле-

ния жгутиковых клеток или делением амебоидных клеток на многие дочерние.

Виды *Prymnesium* с короткой гаптонемой (рис 6В). *Prymnesium parvum* гаптонемой прочно прикрепляется к жаберным крышкам рыб и обуславливает, при массовом развитии, гибель рыбы. Эта водоросль выделяет яд с гемалитическим действием. В благоприятных условиях водоросль энергично размножается и в 1 см³ воды можно насчитать до 800 тысяч клеток.

Порядок Coccolithophorales – Кокколитофоровые. В нем объединены водоросли с короткой гаптонемой или она отсутствует. Клетки несут на плазмолемме 2 гладких, тонких полисахаридных щитка. Во внешнем слое имеется оболочка (скорлупа) из известковых телец – кокколитов очень разнообразной формы: диски, кольца, палочки, пластинки.

Ископаемые остатки известны с юрского периода. Панцири ископаемых кокколитофторид составляют 50–75% пластов мергелей и мела. В 1 см³ горной породы из нижнего мела обнаруживается до 800 млн. кокколитофторид. Некоторые из кокколитофторид широко распространены в мировом океане от Антарктики до Шпицбергена и принадлежат к важной части нейстона. В 1 л воды иногда содержится более 100 млн. клеток.

ОТДЕЛ DINOPHYTA – ДИНОФИТОВЫЕ

Динофитовые (*Pyrrophyta – Пиррофитовые, Peridineae – Перидинеи*) объединяют одноклеточные, монадной ступени организации водоросли с ассимитричными клетками. Редко встречаются коккоидные и трихальные ступени организации. Жгутиков 2, разной длины. Длинный – с мастигонемами, короткий – гладкий.

Хлоропласты содержат хлорофилл “а” и “с” У немногих видов имеется только хлорофилл “а”. Их желто-бурая до красноватой, реже голубовато-зеленая окраска обусловлена дополнительными пигментами: бета-каротином и различными ксантофиллами, из которых главным является перидин. Главный ассимиляционный продукт – крахмал, который откладывается в виде зерен вне хлоропластов. Наряду с ним накапливаются и маслоподобные вещества.

Стенки клеток имеют разнообразные тонкие поры, под ними в мешковидных углублениях находятся *трихоцисты* – стрекательные структуры. Они выбрасывают при раздражении протеиновые нити через поры.

Стенка клетки (тека) у многих динофитовых построена из полигональных целлюлозных щитков, которые образуют панцирь с поперечными и продольными бороздками. На пересечении продольных и поперечных бороздок возникают оба жгутика, по одному в каждой бороздке (рис. 7А).

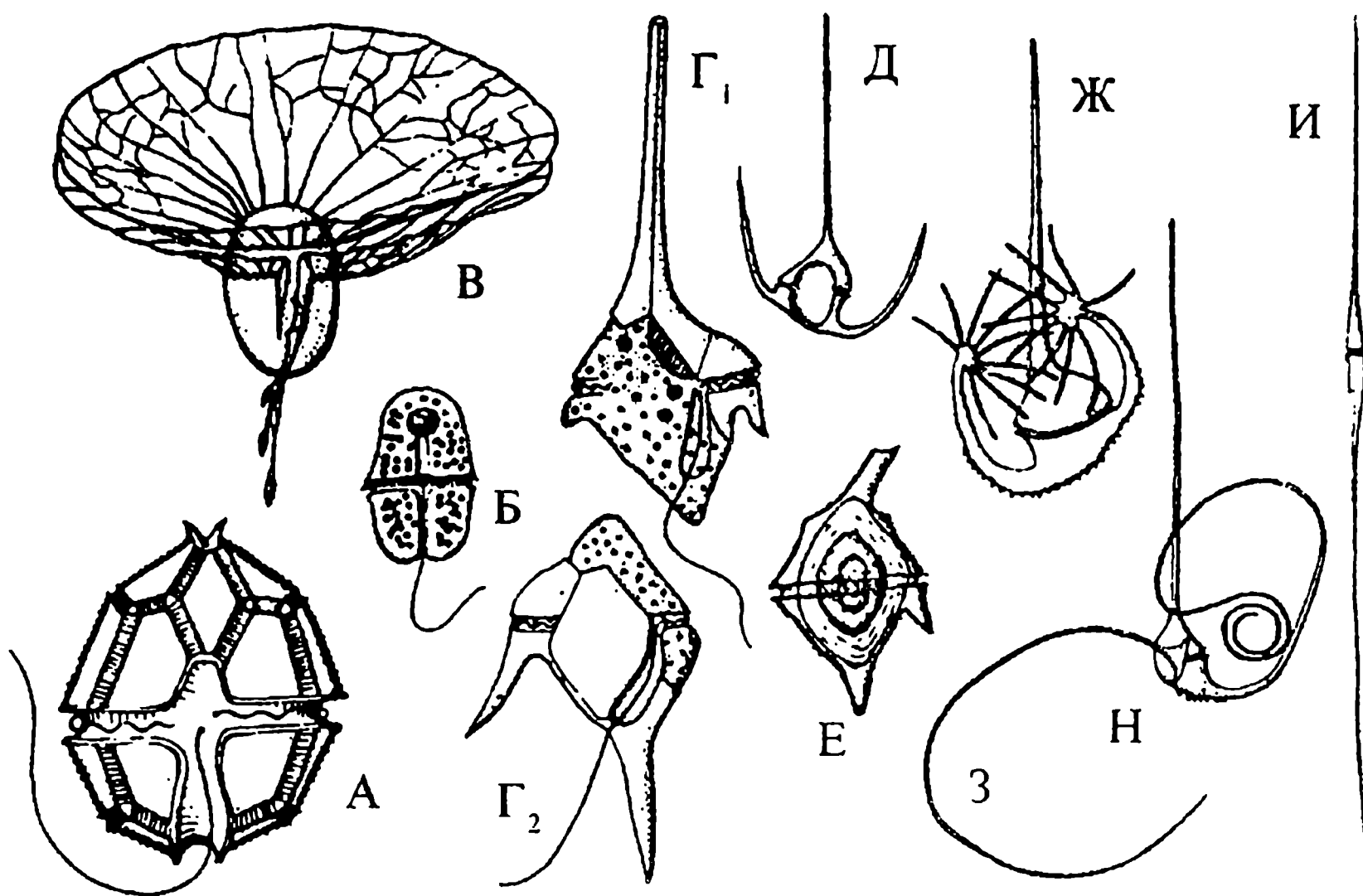


Рис. 7. Динофитовые (Пиррофитовые)

А – *Peridinium tabulatum*. Б – *Gymnodinium aeruginosum*. В – *Ornithocercus didus*. Г₁, Г₂ – *Ceratium hirundinella* после деления. Д – *Ceratium cornutum*. Е – *Ceratium tripos*. Ж – *C. palmatum*. З – *C. reticulatum*. И – *C. fuscus*.

В поперечной бороздке бичевидный (с мастигонемами) жгутик вызывает вращательное движение вокруг продольной оси, в то время как жгутик в продольной бороздке обеспечивает движение клетки вперед. Оба жгутика обеспечивают движение клетки по винтовой линии вперед: за секунду она продвигается на расстояние, в 4 раза превышающее размер её тела. Клетка вращается и движется вперед одновременно (волчком).

Щитки панциря (целлюлозные пластины) находятся в вакуолях под плазматической мембраной, а не снаружи ее, как клеточная стенка у большинства водорослей. В цитоплазме клетки имеется очень крупное ядро. В то время как у большинства эукариот хромосомы видны в световой микроскоп только при делении ядра, особенно в метафазе, у большинства динофитовых (как и у эвгленовых) они хорошо видны в покое ядре.

Стенки хлоропластов состоят из трех мембран, которые не связаны с эндоплазматическим ретикулумом. Тиллакоиды лежат по три, опоясывающего тиллакоида нет. В последнее время появились данные, указывающие на то, что хлоропласты динофитовых возникли из эндосимбиотических водорослей.

Вегетативное размножение происходит путем продольного деления клетки. У панцирных форм тека, как правило, разделяется вкось поперечной борозды и всякий раз каждая половинка панциря достраивается (рис. 7Г₁, Г₂). У многих родов весь панцирь при делении сбрасывается так, что каждая возникающая дочерняя клетка образует новый панцирь.

Половое размножение наблюдается у немногих динофитовых. Например, для видов рода церациум (*Ceratium*) характерна анизогамия.

Отдел Динофитовые объединяет более 1000 видов. 120 родов живут в морях, где вместе с диатомовыми и кокколитофоровыми образуют основную биомассу фитопланктона и являются важнейшими первичными продуцентами. Большое видовое разнообразие отмечено в тропических морях, а массовое развитие отдельных видов – в морях умеренных широт. В Красном море живут немногие виды рода перидинум (*Peridinium*), но в большом количестве. В высокогорных озерах в фитопланктоне они дают 50% биомассы. Многие виды имеют приспособления для парения в толще воды. Ночесветка (*Noctiluca miliaris*, не имеет клеточной стенки и питается гетеротрофно), а также церациум, перидинум и другие вызывают при массовом развитии свечение воды серебристо-белого или голубоватого цвета.

Массовое развитие динофитовых водорослей вызывает

цветение морской воды. Например, периодически происходит массовое развитие водорослей у западного побережья Флориды (США) – “красные приливы”. При этом водоросли поедаются рыбой и происходит её массовая гибель. Моллюски, в частности мидии, также поедают эти водоросли и накапливают в своем теле токсины, которые являются ядами для человека. Яды, образуемые некоторыми динофитовыми, являются очень сильными нервными токсинами. Причины красных приливов пока не ясны.

Обычными симбионтами динофитовых являются цианеи. Сами динофитовые вступают в симбиоз со многими организмами: губками, медузами, кораллами, актиниями, кальмарами и др. Вступая в роль симбионтов, они теряют теку и выглядят как золотистые сферические клетки, называемые зооксантеллами. У кораллов они обеспечивают фотосинтетическую продуктивность, дающую возможность расти коралловым рифам в тропических водах, бедных питательными веществами. Ткани кораллов могут содержать до 30 000 симбиотических динофитов в 1 мм^3 внутри клеток, выстилающих пищеварительную полость коралла. Без эндосимбиотических динофитов кораллы теряют способность образовывать известковый скелет. Единичные виды динофитов паразитируют на морских животных, некоторые перешли к фаготрофии, т.е. “заглатывают” бактерий и планктонные водоросли.

Рассмотренные отделы водорослей (Эвгленовые, Криптофитовые, Динофитовые, Гаптофитовые) объединяют водоросли со смешанными признаками, сочетающие в себе черты растительных и животных организмов. Границы между автотрофами и гетеротрофами на данной ступени организации еще не совсем четкие. Уровень морфологической организации здесь примитивен, клетки имеют, как правило, эндосимбиотическое происхождение.

ОТДЕЛ CHLOROPHYTA – ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

Зеленые водоросли довольно обширная и разнообразная в морфологическом отношении группа, в которой представлены все ступени организации эукариотических водорослей от

имебоидных до плектенхимных. В отделе имеются как микроскопически мелкие, так и крупные водоросли, талломы которых напоминают по облику высшие растения.

Общими чертами для всех зеленых водорослей являются чисто зеленые хлоропласты, содержащие ассимиляционные пигменты хлорофилл "а" и "b" которые не закрывают дополнительные пигменты: бета-каротин, лютеин и зеаксантин. По составу хлорофиллов зеленые водоросли сходны с эвгленовыми и высшими растениями. Хлоропласты, как и у высших растений с двойными мембранами, которые не соединены с эндоплазматическим ретикулумом. Опоясывающих ламелл нет. Тиллакоиды соединены в пачки. Важнейшим запасным веществом является крахмал, который в форме зерен образуется внутри хлоропластов. Пиреноиды всегда лежат внутри хлоропластов в виде зерен. Часто в качестве запасного вещества откладываются жиры.

Стенка клетки состоит из полисахаридных фибрилл (преимущественно из целлюлозы, отчасти маннана и ксилана). Они образуются прямо на плазмолемме. Аморфные фракции клеточной стенки состоят из различных полисахаридов, часто обозначаемых как пектин.

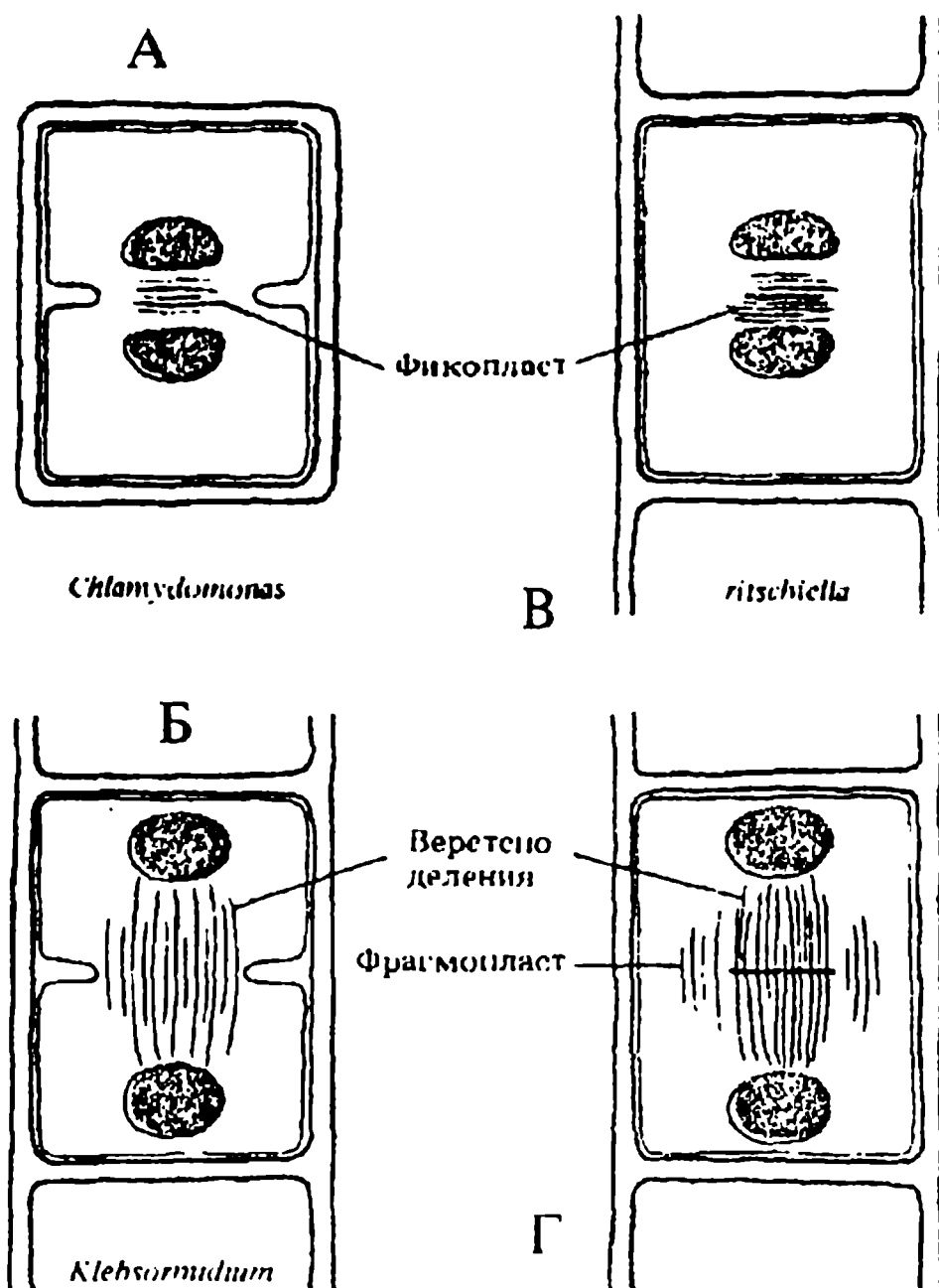
У зеленых водорослей обнаружено 2 типа деления клетки. Первый тип деления клетки с участием фикопласта: дочерние ядра расходятся, в то время как неустойчивое веретено деления разрушается и параллельно плоскости деления образуется новая система микротрубочек – *фикопласт*. Он, вероятно, способствует формированию борозды деления, путем втягивания клеточной оболочки. Фактически новая клеточная перегородка начинается как кольцеобразное утолщение в форме каймы от оболочки старой клетки, которая постепенно сужается к середине и перешнуровывает протопласт клетки. Деление клетки идет путем перешнуровывания (рис. 8А). Это водорослевой тип деления клетки.

При втором типе деления клетки, веретено деления сохраняется и в ряде случаев образуется фрагмопласт. Фрагмопласт – это бочонковидная форма микротрубочек, ориентированных перпендикулярно плоскости деления (рис. 8В, Г). Веретено деления остается до тех пор, пока не разорвется кле-

точной пластинкой, которая формируется в центре клетки и растет к ее краям. Это “сухопутный” тип деления клетки. Он характерен и для высших растений. Микротрубочки, формирующие фикопласт ифрагмопласт, состоят из белка глобулина. Они возникают в центриолях – аморфных структурах на полюсах веретена деления клеток.

Рис. 8. Деление клеток в отделе зеленых водорослей.

А, Б – веретено деления отсутствует (не сохраняется), дочерние ядра, расположенные близко друг от друга, разделяются фикопластом. А – деление клетки путем перешнуровывания. Б – деление клетки путем образования клеточной пластинки. В, Г – веретено деления устойчиво и дочерние ядра достаточно удалены друг от друга. В – деление клетки путем перешнуровывания. Г – присутствие фрагмопласта и деление клетки с образованием клеточной пластинки.



Жгутиковые клетки в большинстве грушевидной формы, билатерально-симметричные с 2 или 4 (редко много), одинаковой длины, гладкими жгутиками, т.е. изоконты. Строение жгутиков и базальных телец сходно у зеленых водорослей и высших растений. В клетках имеются пульсирующие вакуоли, часто 2, в основании клетки расположены бокаловидной, пластинчатой или звездчатой формы хлоропласты. В них расположен глазок (стигма) красного цвета, состоящий из глобулина, содержащего каротин.

Как уже отмечалось, у зеленых водорослей наблюдаются все типы талломов. Одноклеточные монадные формы могли

дать начало ценобиальным и колониальным монадным формам, а также коккоидным и пальмеллоидным типам талломов. К монадной форме очень близка коккоидная и капсальная формы талломов. Более сложным представляется переход от коккоидной и капсальной к нитчатому (трихальному) таллому. По мнению А. Пашера (1930), нитчатая форма таллома возникла из коккоидной в результате образования ряда автоспор, которые развивались при делении протопласта на две части. Возникающие в результате деления клетки образуют свои собственные оболочки, заключенные внутри материнской клетки, которая растет одновременно с оболочками дочерних клеток. Последующее развитие нитчатых форм привело к образованию гетеротрихальных (разнонитчатых) форм и более сложных талломов, наблюдаемых у харовых водорослей. Одноклеточные коккоидные формы могли также дать начало с одной стороны ценобиальным коккоидным, а с другой – многоядерным сифональным талломам.

При половом размножении почти всегда возникают жгутиковые гаметы. Гаметы похожи на вегетативные жгутиковые клетки, но меньших размеров. Гаметы возникают в одноклеточных гаметангиях. Мужские гаметы со жгутиками, женские могут быть неподвижны, в форме яйца. Исключение составляют конъюгаты или зигнемовые (*Conjugatophyceae*, *Zygnematorphyceae*), у которых жгутиковые гаметы полностью отсутствуют, и харовые со сложным строением мужских и женских гаметангиев.

Простой гаплоидный жизненный цикл может сменяться гапло-диплоидным с изоморфной или гетероморфной сменами поколений (рис. 31 Б, В). Единичные представители имеют диплоидный цикл развития (рис. 31 Г). Зигота у пресноводных форм в большинстве округлая, с толстой стенкой, находится в покоящемся состоянии (цистозигота), часто окрашена в красный цвет.

Отдел зеленые водоросли охватывает 450 родов и 7000 видов, большей частью (90%) живущих в планктоне и бентосе пресных водоемов. Многие крупные виды распространены в морях, часто у берегов. В морском планктоне доля зеленых водорослей невелика. Отдельные зеленые водоросли живут вне

воды: на влажной почве или, как эпифиты, на коре деревьев и т.д. Отдельные виды переносят длительное высыхание как наземные растения. Многие живут как симбионты в лишайниках или как внутриклеточные эндосимбионты в низших животных (например, в гидре). Некоторые теряют ассимиляционные пигменты и живут как гетеротрофы.

Отдел Chlorophyta по строению гамет и зооспор, а также организации талломов разделяют на три класса: **Chlorophyceae** – Собственно зеленые или равножгутиковые водоросли; **Zygnemato-phyceae (Conjugatophyceae)** – Зигнемовые или Конъюгаты; **Charophyceae** – Харовые. Иногда выделяют и четвертый класс **Prasinophyceae** – **Празиофиты** на основе своеобразных чешуек на поверхности клеток и 2-4 одинаковой длины жгутиков. Монадные, коккоидные и капсальные формы этого отдела живут в планктоне морей, немногие виды живут в пресных водоемах.

КЛАСС CHLOROPHYCEAE – СОБСТВЕННО ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

Этот класс в узком смысле содержит большую часть зеленых водорослей. В их жизненном цикле образуются жгутиковые стадии, а таллом не разделяется на узлы и междоузлия. Все водоросли, объединенные в этот класс, можно разделить на 7 (отчасти искусственных) порядков, которые образуют ряд, характеризующийся различными ступенями организации. Ряд начинается с монадных вольвоксовых (*Volvocales*) и коккоидных (*Chlorococcales*); далее следуют трихальные улотриксые (*Ulothrichales*) и гетеротрихальные хетофоровые (*Chaetophorales*); затем следуют эдогониевые (*Oedogoniales*) с единственным в растительном царстве делением клеток. Кладофоровые, или сифонокладиевые (*Cladophorales, Siphonocladales*), и сифоновые (*Siphonales*) образуют боковую ветвь этого ряда.

Порядок Volvocales – Вольвоксовые. Порядок объединяет одноклеточные, монадной ступени организации водоросли, которые могут формировать ценобии и колонии. При переходе к колониям происходит дифференциация клеток в колонии и возрастает поляризация. Радиально-симметричные клетки снабжены 2-4 жгутиками (рис. 9А, Е) одинаковой длины, апи-

кально расположенными, гладкими. Движение происходит с помощью жгутиков. Например, хламидомонада за 1 с проплывает расстояние в 10 раз большее длины своего тела.

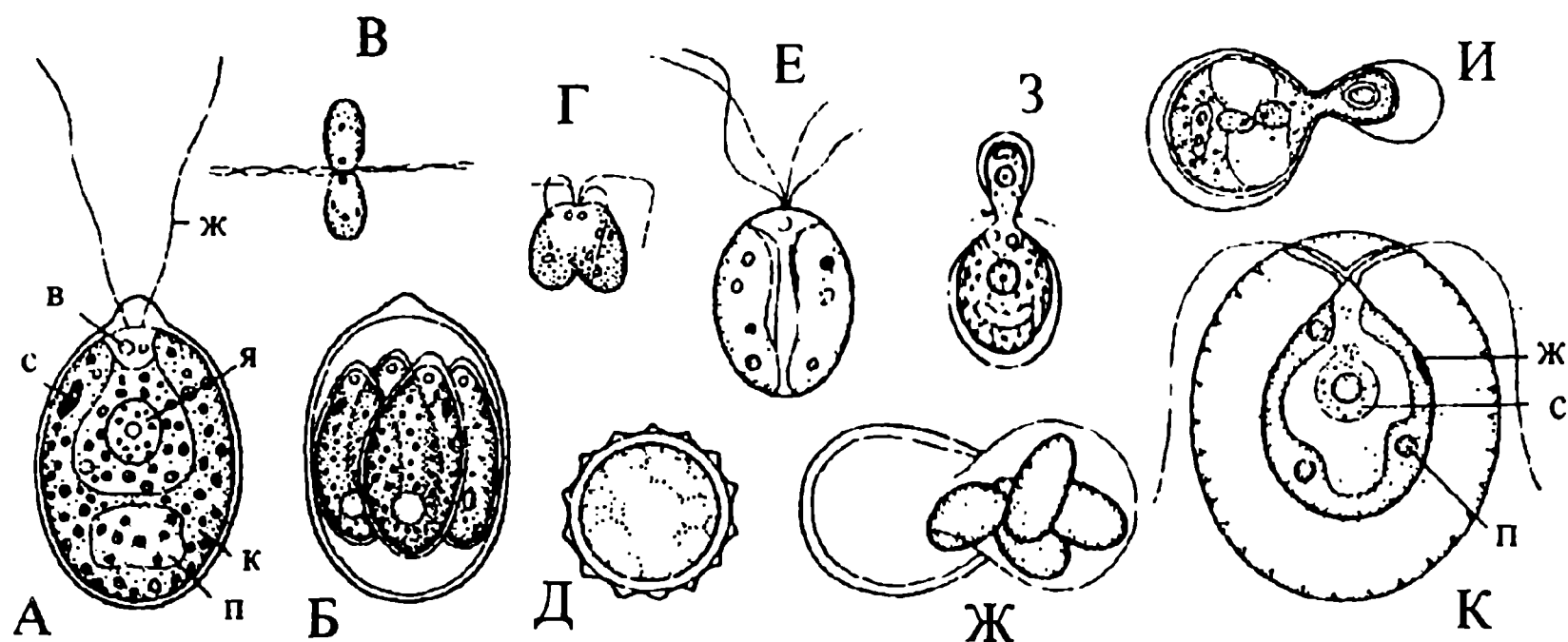


Рис. 9. Хламидомонадовые.

А – *Chlamydomonas angulosa*. Б – она же с 4 дочерними клетками внутри материнской. В, Г – *Chlamydomonas botryoides*, копуляция двух изогамет. Е – *Chlamydomonas paradoxa*, зигота. Д – *Chlamydomonas monoica*, покоящаяся зигота. Ж – *Stephanosphaera pluvialis*, прорастающая зигота. З, И – *Chlamydomonas braunii*, копуляция анизогамет. К – *Haematococcus pluvialis*; хлоропласт, ж – жгутики, я – клеточное ядро, п – пиреноид, с – стигма, в – сократительные вакуоли.

Недалеко от основания жгутиков находятся две сократительных (пульсирующих) вакуоли, которые попеременно сокращаются и при этом удаляют воду. Они поддерживают постоянство осмотического показателя внутри клетки. Каждая клетка содержит чашевидный хлоропласт, в основании несущий пиреноид с крахмалом. Образованный в хлоропласте крахмал лишь частично концентрируется в пиреноиде. На переднем конце тела имеется красный глазок (стигма). Стигма состоит из 3–8 рядов шаровидных глобул, заполненных каротином. Клеточная стенка (если имеется) состоит из глюкопротеидов и полисахаридов, но еще нет целлюлозы.

Вольвоксовые широко распространены как планктонные организмы пресных вод и могут вызывать цветение воды. В морях они отсутствуют. Многие виды способны поглощать органические вещества. Обычно это виды, живущие в сильно загрязненных органическими соединениями водоемах. Отдель-

ные виды, например *Polytoma uvella*, живут как сапрофит. Она не содержит хлорофилл, но первоначальные хлоропласты представлены бесцветными пластидами. На месте тиллакоидов имеется система не упорядоченных трубочек.

В пределах порядка по строению клеточной стенки и уровню морфологической организации выделяют 3 семейства.

Семейство Polyblepharidaceae – Полиблефаридовые. Представители этого семейства не имеют клеточных стенок, голые, только с тонопластом. Виды рода полиблефаридес (*Polyblepharides*) размножаются только путем деления клетки в продольном направлении. Высоко развитые рода размножаются половым путем с фено- и генотипической дифференциацией (+ и --). Дуналиелла соляная (*Dunaliella salina*) обитает в засоленных водах с высокой концентрацией солей. Окрашена в красный цвет от каротиноидов. Половой процесс протекает в форме хологамии. Цикл развития гаплоидный.

Семейство Chlamydomonadaceae – Хламидомонадовые. Отличается от полиблефаридовых наличием клеточной стенки. У большинства хламидомонад хлоропласт чашевидной формы и занимает центральное положение в клетке. Подвинутые формы имеют хлоропласты дисковидные или сетчатые. В половом размножении также наблюдается прогресс от хологамии к оогамии. Типичный представитель – одноклеточная водоросль из рода хламидомонада (*Chlamydomonas angulosa*), многочисленные виды которого обитают в лужах, канавах и других мелких пресных водоемах. Эллипсоидальная или округлая клетка, одетая оболочкой, несет на переднем конце 2 жгутика (рис. 9). Протопласт с 1 ядром и чашевидным хлоропластом, в который погружены пиреноид и стигма. Сократительные вакуоли находятся в передней части клетки.

Размножение и цикл воспроизведения. Бесполое размножение происходит зооспорами, которые возникают за счет повторных делений внутри материнской клетки. Число зооспор варьирует от 2 до 16. Они через разрыв оболочки материнской клетки входят наружу и прорастают в новые хламидомонады. Материнская клетка является зооспорангием.

При половом размножении у хламидомонады сливаются

двужгутиковые гаметы. При изогамии копулируют одинаковые по величине гаметы, но генетически они могут быть различными. Обилие соединений азота в воде обуславливает образование исключительно вегетативных клеток. Ионы кальция способствуют образованию гамет.

У видов с анизогамией копулируют мелкие мужские с крупными женскими гаметами. Женские гаметы *Chlamydomonas suboogata* имеют жгутики, но они не функционируют. Фактически это переход к оогамии. У *Chlorogonium oogatum* (рис. 10) у женских гамет полностью отсутствуют жгутики и они являются яйцеклетками. Яйцеклетка формируется в женской клетке (рис. 10В). Она амебоидной формы и оплодотворяется сперматозоидами, которые возникают в количестве 64 или 128 в мужских клетках (рис. 10 Б, Е). Сперматозоиды бледно-зеленые, двужгутиковые, игольчатой формы.

Для *Chlamydomonas coccifera* характерен половой процесс в форме гаметангиогамии, при этом женская клетка теряет жгутики и превращается в оогоний с яйцеклеткой, которая оплодотворяется сперматозоидами, возникающими в мужских клетках в большом количестве.

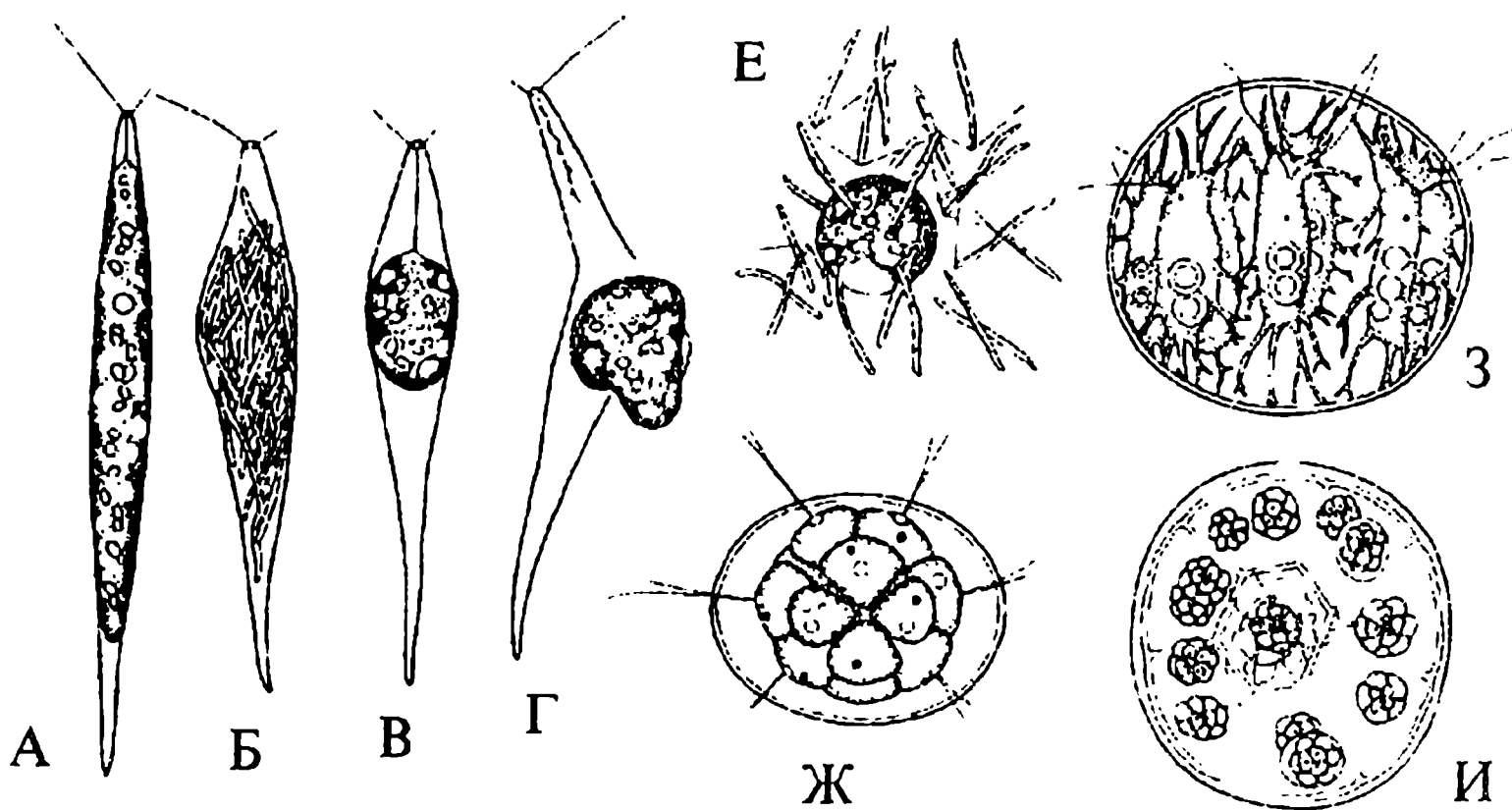


Рис. 10. Хламидомонадовые (А–Е) и Вольвоксовые (3–И).

А – Е *Chlorogonium oogatum*. А – вегетативная клетка. Б – мужская клетка со сперматозоидами. В – женская клетка с яйцеклеткой. Г – выход яйцеклетки. Е – сперматозоиды, проникающие в яйцеклетку. 3 – *Stephanosphaera pluvialis*. Ж – *Pandorina morum*. И – образование дочерних колоний у пандорины.

На примере рода *Chlamydomonas* можно наблюдать процесс развития от изогамии, через анизогамию к оогамии и слияние мужских гамет с оогонием.

Как уже отмечалось, гаметы возникают в большом числе в материнских клетках, через ряд повторных продольных делений. При изо- и анизогамии гаметы соединяются парами передними частями, образуя зиготу, при этом у партнеров жгутики обвивают друг друга. На копуляцию влияет гликопротеид, действующий как гормон, который привлекает гаметы и обуславливает временное склеивание их жгутиков. Зигота вначале с 4 жгутиками. Позднее жгутики втягиваются, зигота приобретает жесткую оболочку и проходит стадию покоя (цистозигота). При прорастании содержимое зиготы мейотически делится, при этом возникают гаплоидные зооспоры, которые прорастают в новые хламидомонады. Жизненный цикл гаплоидный с зиготической сменой ядерных фаз.

Многие виды (например, виды рода гематококка, рис. 9К) окрашены в оранжево-красный цвет от большого содержания каротиноидов. Часто окрашивают в красный цвет лужи. Снежная хламидомонада окрашивает в красный цвет снег в высокогорьях и Арктике. Она может вести активный образ жизни при низких температурах, на льду и глетчерном снеге.

Семейство Volvocaceae – Вольвоксовые. Объединяет ценбиальные и колониальные формы. Обычно клетки вольвоксовых имеют строение хламидомонады и такие хламидомонадные клетки соединяются с помощью плазмодесм и студенистой массы в подвижные ценобии и колонии. Из ценобиальных форм (рис. 10) чаще всего встречаются рода гониум (*Gonium*), пандорина (*Pandorina*), эвдорина (*Eudorina*).

Гониум образует пластинчатые ценобии из 4-16 клеток, при этом все жгутики расположены в одном направлении. Ценобии живущего в дождевых лужах *Stephanosphaera pluvialis* (рис. 10,3) состоят из венка в 4-16 клеток. У пандорины ценобий образуется из свободных клеток хламидомонадного типа, а у эвдорины их 32 или 64. Ценобии макроскопические, в форме шаров (рис. 10Ж). У всех этих форм жгутики бьются синхронно, что стало возможным благодаря плазмодесмам. От пан-

дорины через эвдорину к плеудорине, имеющей в составе ценобия 128 клеток в форме шара, начинается полярная дифференциация в направлении плавания, появляются крупные клетки, крупные стигмы и т.д.

Высокая организация части клесток, дифференциация и полярность наблюдается у вольвокса (*Volvox*). Он представляет полый шар до 2 мм в диаметре (рис. 11А). По периферии его располагаются клетки хламидомонадного типа, соединенные друг с другом плазмодесмами. Каждая из них с 2 жгутиками, хлоропластом и стигмой. Число клеток в колонии колеблется от 500 до 60 000. Только часть клеток, во внутренней части шара лежит рассеянно – это специализированные клетки для размножения. Большинство клеток осуществляет фотосинтез и обеспечивает движение. Колония вольвокса проявляет полярность. Передняя часть определяет направление движения. Клетки ее как и стигмы более мелкие.

При бесполом размножении клетка делится, образуя относительно большое число клеток внутри колонии за счет продольного деления и формируется полая чаша, которая на зак-

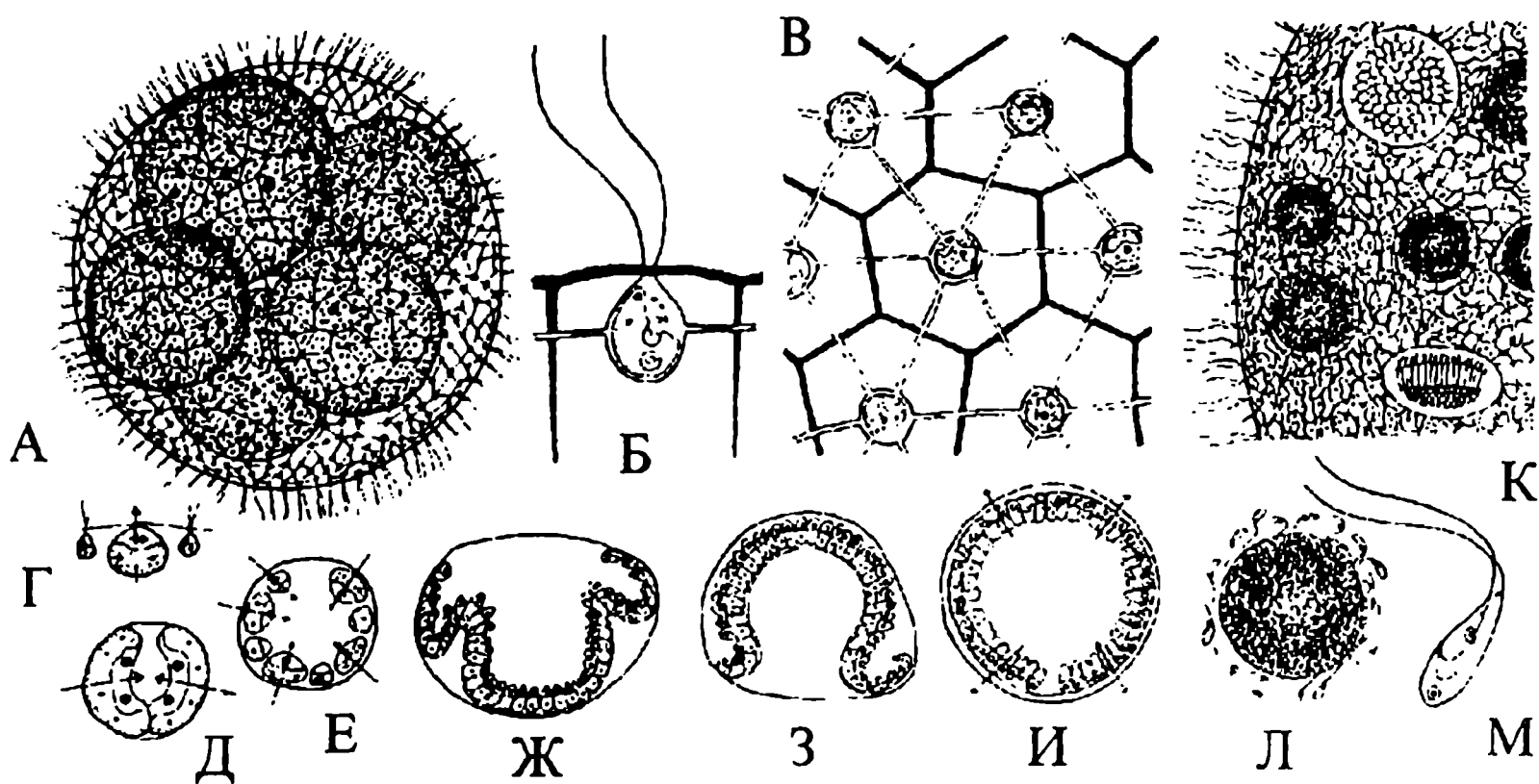


Рис. 11. Вольвоксовые.

А – особь с дочерними колониями. Б – одиночная клетка с боковыми плазмодесмами. В – соединение клеток в колонии. Г–И – развитие дочерних колоний. К – часть колонии с 5 яйцеклетками и 2 пластинками сперматозондов. Л – яйцеклетка со сперматозоидами. М – сперматозонд. А И *Volvox aureus*, К, Л – *Volvox globator*.

лючительных стадиях образует полый шар (рис. 11Д-И). Так возникает дочерняя колония внутри материнской.

Половое размножение у эвдорины и вольвокса происходит через оогамия. Внутри крупных одиночных клеток (так называемых генеративных клеток) возникает одна зеленая яйцеклетка, таких клеток в колонии обычно 6-8, в других клетках возникает большое число мелких, желтоватых, вначале в форме пластинки, а позднее свободных сперматозоидов (рис. 11К). Среди вольвоксовых есть однодомные формы – *Volvox globator* и двудомные – *Volvox aureus*. Развитие мужских и женских особей детерминируется половым гормоном гликопротидом. После оплодотворения яйцеклетка покрывается толстой оболочкой и становится покоящейся зиготой, при прорастании ее происходит мейоз.

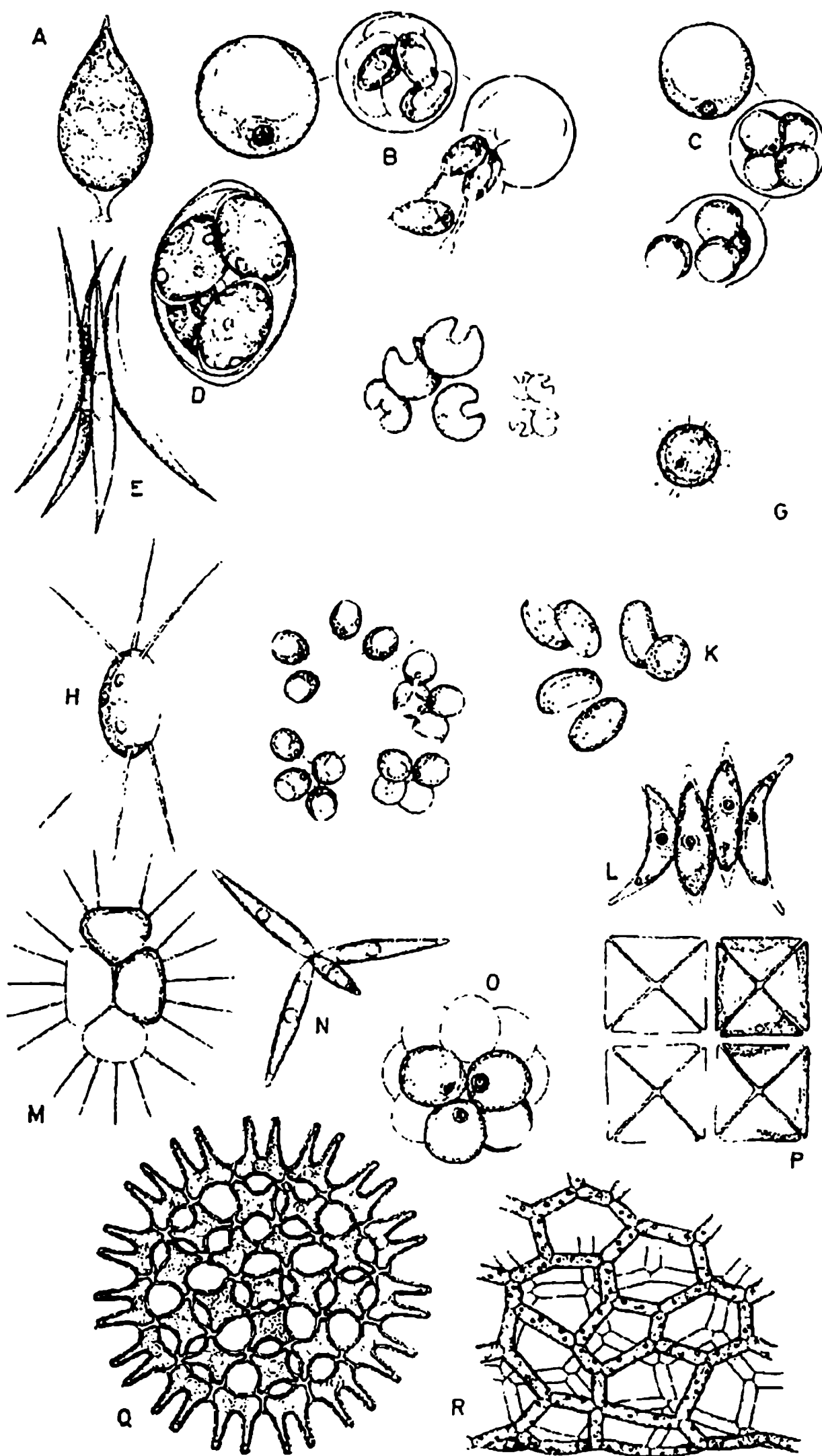
К вольвоксовым очень близок порядок тетраспоровых (*Tetrasporales*) с пальмеллоидным типом строения таллома.

Порядок Chlorococcales (Protococcales) – Хлорококковые или Протококковые. Это порядок объединяет одноклеточные, ценобиальные и колониальные формы коккоидной ступени организации, т.е. неподвижные в вегетативном состоянии, без жгутиков (табл. 2). Только при размножении возникают подвижные зооспоры и гаметы. Они выходят голыми из материнских клеток. Иногда могут возникать безжгутиковые апланоспоры. У большинства видов половой процесс протекает в форме изогамии. Оогамия очень редка. Зигота прорастает после мейоза, так что жизненный цикл проходит в исключительно гаплоидной фазе. Многие виды формируют из одноклеточных форм характерные агрегационные соединения – ценобии. Например, педиаструм (*Pediastrum*, рис. 15 А-Г) и сценедесмус (*Scenedesmus*, рис. 14А).

Полисахаридов в клеточной стенке нет, а у педиаструма имеется кремнезем. Клетка большинства хлорококковых имеет такое же строение как и у вольвоксовых: в цитоплазме лежит чашевидный хлоропласт с пиреноидом, ядро, стигма и сократительные вакуоли. Все это атрибуты монадной ступени организации, но жгутиков нет. При делении клетки сначала образуются голые дочерние клетки внутри материнской, а потом покрываются оболочкой.

Таблица 2

Порядок Хлорококковые

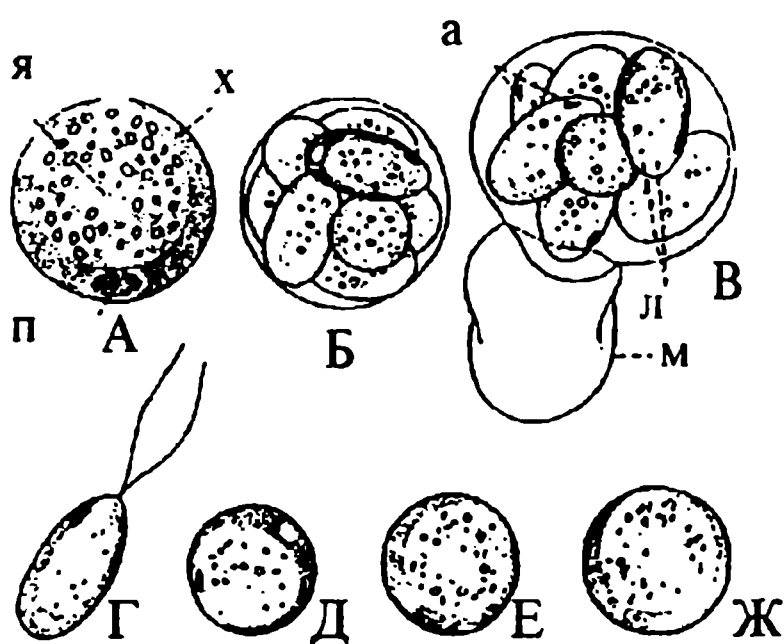


A - Characium, B - Chlorococcum, C - Chlorella, D - Oocystis, E - Ankistrodesmus, F - Kirchneriella, G - Golenkinia, H - Chodatella, I - Dictyosphaerium, K - Coccomyxa, L - Scenedesmus, M - Tetrastrum, N - Actinastrum, O - Coelastrum, P - Crucigenia, Q - Pediatrum, R - Hydrodictyon.

Хлорококковые живут преимущественно в планктоне пресных вод. Единичные формы перешли к наземному образу жизни. Такие виды – живут на влажной почве, а также сухих песках и камнях. Другие являются симбионтами лишайников, иногда как эндосимбионты низших животных (*Chlorella vulgaris* – в инфузориях, гидрах и т.д.). Хлорелла, сценедесмус, водяная сеточка (*Hydrodictyon*) в чистых культурах часто используются для физиологических опытов.

Как и у вольвоксовых здесь прослеживается восходящий ряд от одноклеточных к ценобиальным. Шаровидные одноклеточные виды хлорококка (*Chlorococcum*, рис. 12) с зооспорами и хлорелла (рис. 13) с апланоспорами распространены в пресных водоемах, на почве, коре деревьев и т.д. Простые ценобиальные формы с 4–8 клетками характерны для сценедесмуса (рис. 13).

Рис. 12. Хлорококковые.
Род Хлорококк.



А – вегетативная клетка с горшковидным хлоропластом (х) и пиреноидом (п), я – просвечивающееся ядро. Б – деление с образованием 8 дочерних клеток. В – зооспоры в пузырьке (а – стигма, в – сократительные вакуоли, м – мембрана материнской клетки) из оболочки материнской клетки. Г – свободная зооспора с одинаковыми апикальными жгутиками. Д – переход в состояние покоя. Е, Ж – развитие стадии А, потеря глазка и вакуолей.

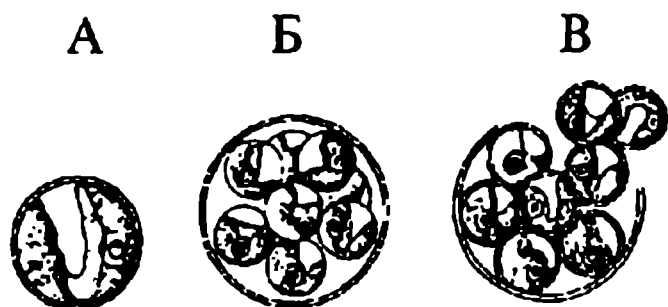


Рис. 13. *Chlorella vulgaris* – Хлорелла обыкновенная.

А – вегетативные клетки. Б, В – деление с образованием 8 апланоспор.

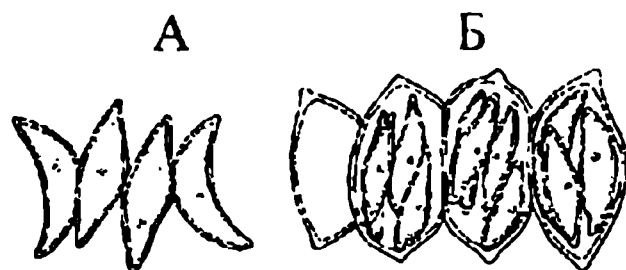


Рис. 14. *Scenedesmus acutus* – Сценедесмус острый.

А – цепочкой из 4 клеток. Б – деление.

Более сложно устроены ценобии у педиаструма (рис. 15).

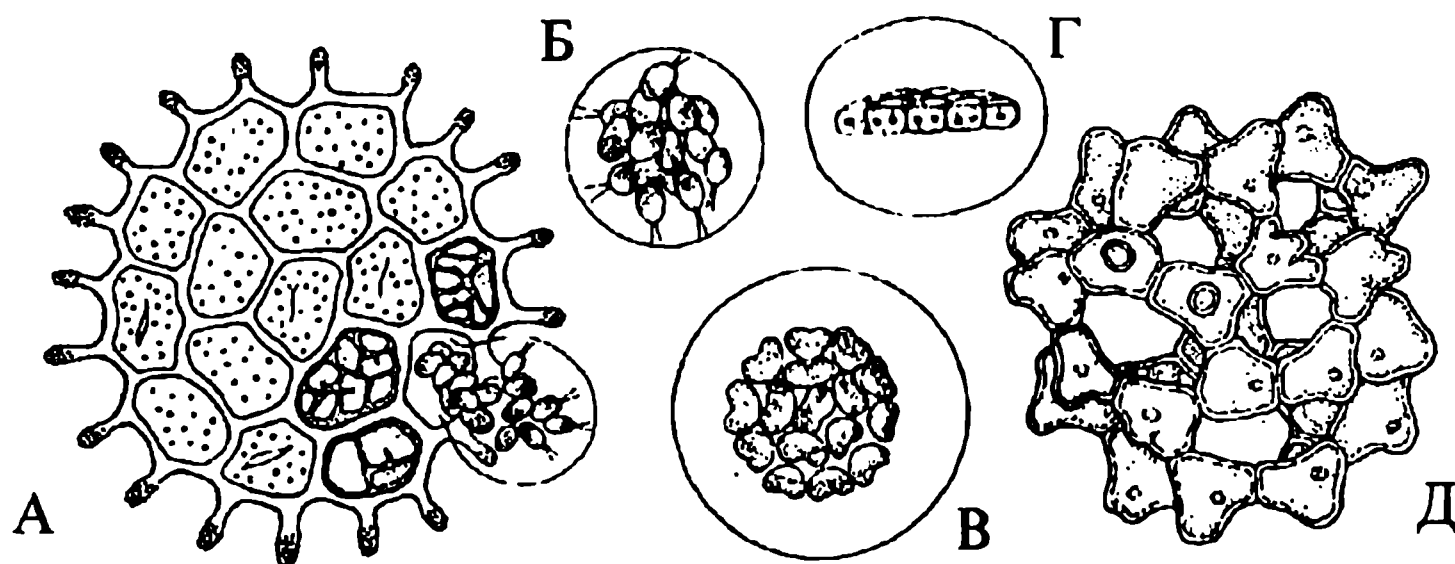


Рис. 15. Хлорококковые.

А-Г – *Pediastrum granulatum*. А – дискообразный ценобий, формирование и выход зооспор из отдельных клеток: три клетки находятся в стадии деления; четвертая – освобождает пузырь с 16 зооспорами. Б – подвижные зооспоры в отделенном пузыре. В – они же через 4,5 часа: соединение в 16 клеточный дочерний ценобий. Г – то же, вид сбоку. Д – *Coelastrum proboscideum*.

У водяной сеточки (рис. 16), свободно парящей в толще воды пресноводной водоросли, цилиндрические клетки при-мыкают друг к другу (по 3–4) своими короткими концами, образуя мешковидную форму до 0,5 м длины. Клетка содержит многочисленные ядра и сетчатый хлоропласт.

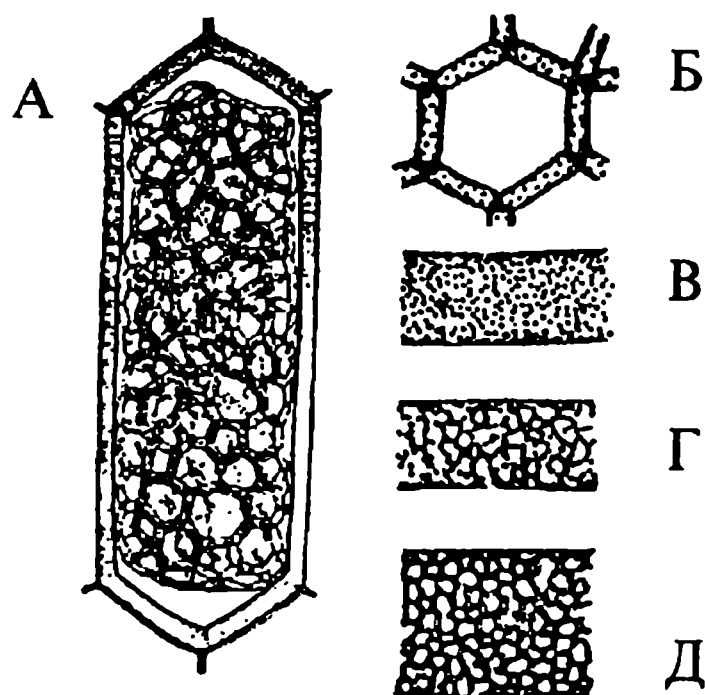


Рис. 16. *Hydrodictyon urticulatum* – Гидродикцион мешковидный

А – молодая сеточка внутри материнской клетки. Б – петля в молодой сеточке. В – часть старой клетки. Г-Д – соединение зооспор в новую сеточку и возникновение постенного сетчатого протопласта.

При бесполом размножении протопласт клетки последовательно распадается на мелкие части, возникает много тысяч одноядерных двужгутиковых зооспор. Они внутри оболочки материнской клетки некоторое время движутся, затем втягивают жгутики, выделяют собственную оболочку и соединя-

ются в маленькую дочернюю сеточку, которая освобождается после разрыва стенки материнской клетки. Молодая сеточка увеличивается в размерах за счет роста слагающих ее клеток, при этом число ядер в клетках увеличивается, но число клеток остается постоянным.

Половой процесс протекает в форме изогамии, гаметы по облику похожи на зооспоры. В клетке формируется большое число гамет и они выходят наружу через отверстие в стенке клетки. После копуляции гамет возникшая зигота покрывается оболочкой, в ней накапливаются масла, окрашенные каротиноидами в кирпично-красный цвет. При прорастании зиготы вначале происходит мейоз и возникает 4 гаплоидных зооспоры, которые некоторое время двигаются, затем становятся малоподвижными, покрываются жесткой оболочкой и образуют многоугольную клетку – полиэдр. Он разрастается, становится многоядерным, и содержимое его распадается на двужгутиковые зооспоры, которые соединяются в молодую сеточку, освобождающуюся через разрыв оболочки полиэдра. Полиэдр выдерживает высыхание и поэтому наряду с зиготой может представлять покоящуюся стадию в жизненном цикле. Жизненный цикл – гаплоидный.

Если у вольвоксовых колония формируется за счет повторных продольных делений ее клеток, то ценобий хлорококковых точно определенное число клеток с самого начала своего формирования.

Порядок Ulothrichales – Улотриксковые. Объединяет водоросли, имеющие в большинстве талломы трихальной (нитчатой) ступени организации, которые нарастают диффузно. Реже талломы пластинчатый или трубчатый, но на начальных стадиях онтогенеза они развиваются как нитчатые (табл. 3 А,Б, С,М,Н,О).

Типичным представителем нитчатых форм является род улотрикс (*Ulothrix*). Нити улотрикса полярны, хотя полярность выражена слабо. Например, у видов улотрикса она проявляется через разделение клеток нити на хлорофиллоносные и одну бесцветную, ризоидальную (рис. 17). Все клетки нити, кроме ризоидальной, способны делиться и обеспечивают рост таллома, а также образуют репродуктивные клетки.

Клетка содержит одно ядро и пластинчатый постенный хло-

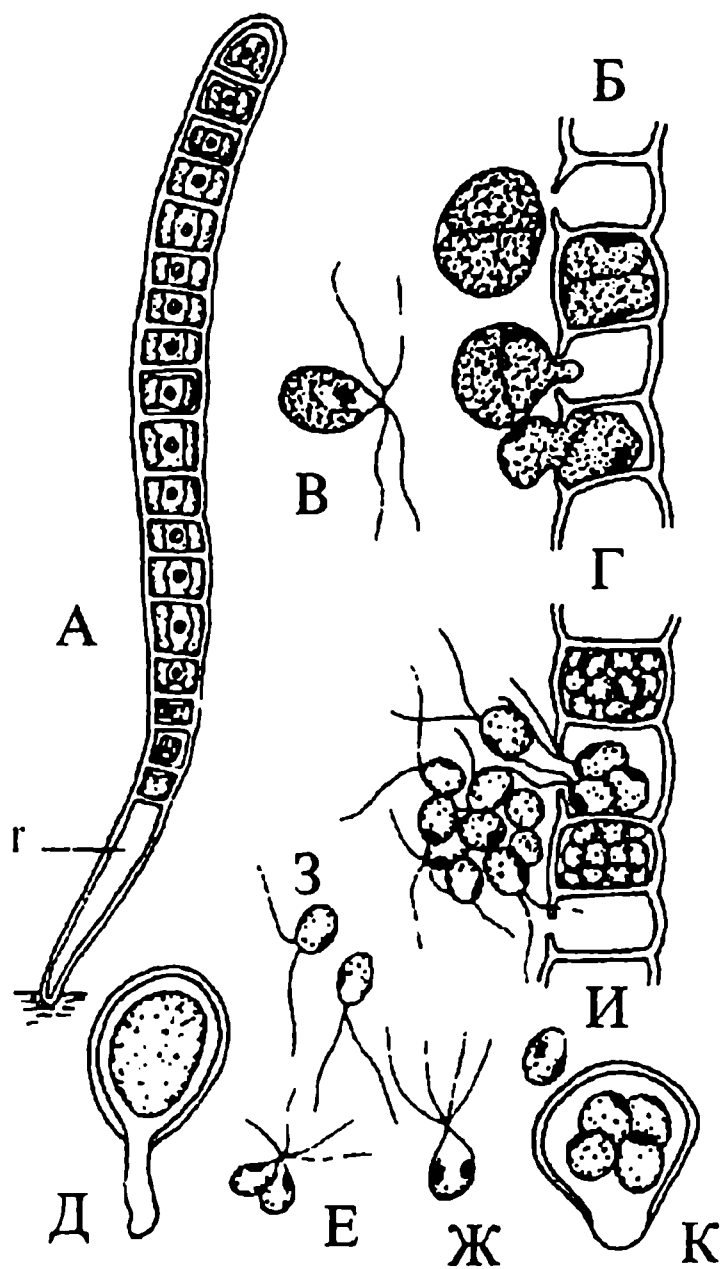


Рис. 17. Улотриксовые.
***Ulothrix zonata* – Улотрикс**
опоясанный.

А – молодая нить с ризоидальной клеткой (r). Б – участок нити с выходящими зооспорами, которые по 2 возникают в каждой клетке. В – четырехжгутиковая митозооспора. Г – образование и выход мелких двухжгутиковых гамет из клеток нити. З – гаметы, Е – копуляция гамет, Ж, И – зигота. И – прорастание зиготы после периода покоя. К – образование мейозоспор в зиготе.

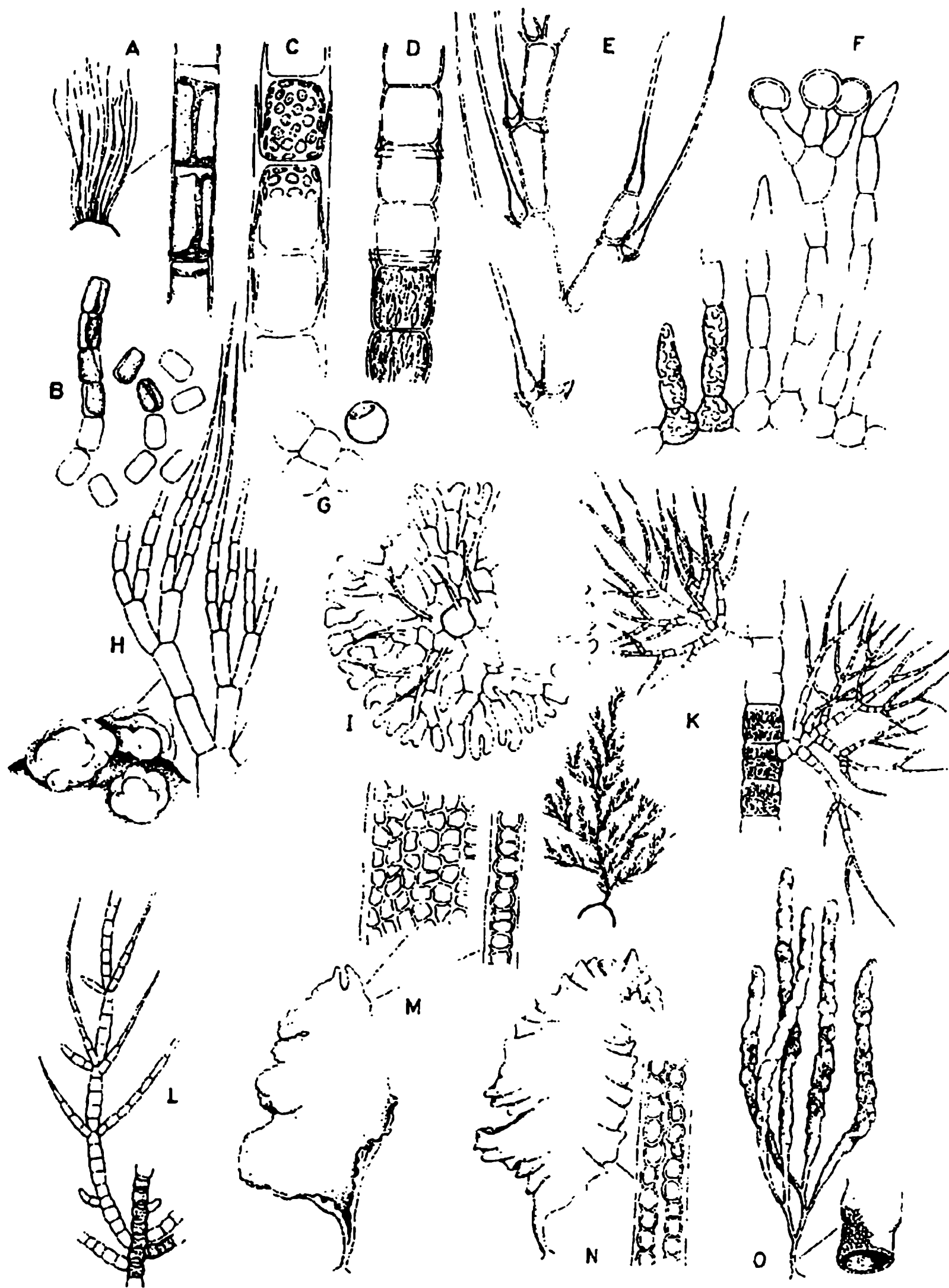
ропласт в виде пояска с многочисленными пиреноидами. Деление клетки происходит у одних представителей с образованием фикопласта, т.е. перешнуровыванием. У других – с образованием фрагмопласта и формированием срединной пластинки.

Бесполое размножение происходит с помощью зооспор, которые могут формироваться во всех зеленых клетках нити. Зооспоры шаровидной или эллипсоидной формы, имеют на переднем конце 4 жгутика. Зооспора содержит ядро, хлоропласт с пиреноидами. Она короткое время плавает, затем останавливается, теряет жгутики и прорастает в новую нить.

Половой процесс протекает в форме изогамии, но уже встречается анизогамия и даже оогамия (например, в семействе прасиоловые – *Prasiolaceae*). Цикл воспроизведения отчасти гаплоидный с зиготической сменой ядерных фаз, отчасти гапло-диплоидный с изоморфной или гетероморфной сменой поколений.

Улотриксовые распространены как в пресных водоемах, так и в морях, а также на влажной почве.

Порядок Улотриксовые, Эдогониевые (D), Хетофоровые (H-L)



A - Ulothrix, B - Stichococcus, C - Microspora, D - Oedogonium, E - Bulbochaete, F - Trentepohlia, G - Pleurococcus, H - Chaetophora, I - Coleochaete, K - Draparnaldia, L - Stigeoclonium, M - Monostroma, N - Ulva, O - Enteromorpha.

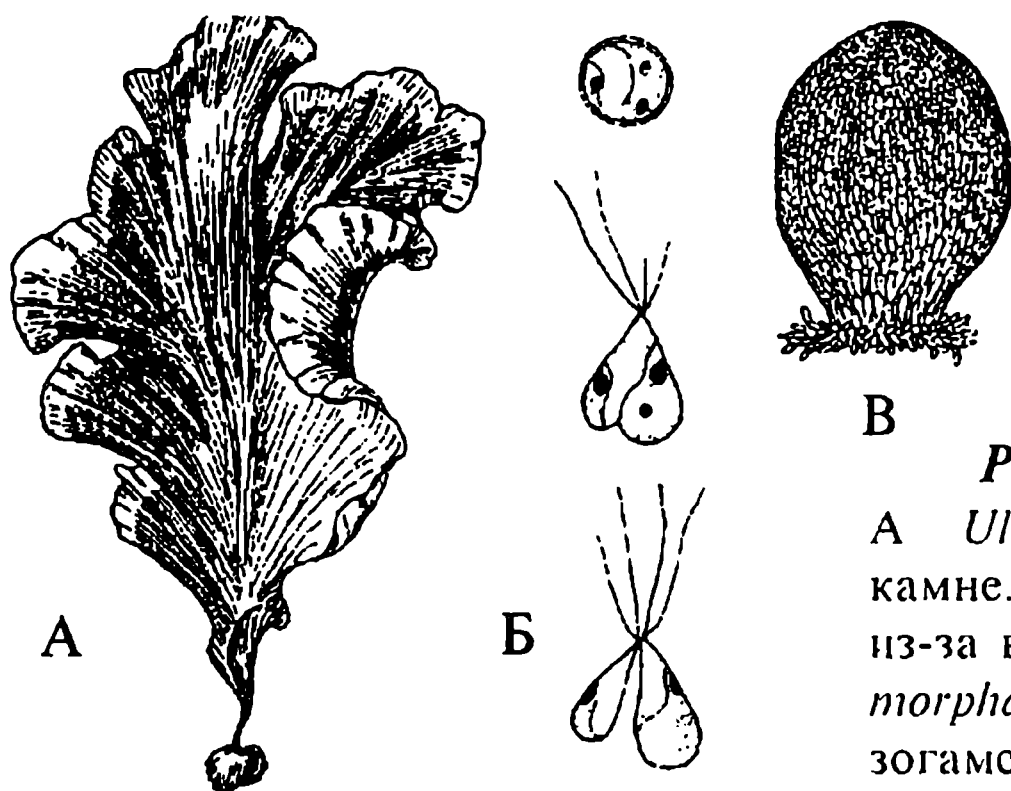
В пресных водоемах часто распространен улотрикс опоясанный (*Ulothrix zonata*), имеющий таллом в форме неразветвленных нитей (рис. 17А), растущих интеркалярно. В их коротких клетках имеются поясковые хлоропласты. Таллом прикрепляется к субстрату с помощью бесцветной, ризоидальной клетки.

Бесполое размножение происходит четырехжгутиковыми гаплоидными зооспорами (митозооспорами). Они грушевидной формы, со стигмой и хлоропластом. Выходят наружу через боковое отверстие в стенке материнской клетки, которая называется зооспорангием. После короткого движения они прочно прикрепляются к субстрату, покрываются слизью, жгутики и стигма пропадают и клетка прорастает в новую, полярную гаплоидную нить.

При неблагоприятных жизненных условиях в клетках формируется большое число изогамет, т.е. клетки становятся гаметангиями. Гаметы похожи на зооспоры, но мельче (рис. 17,3). Для улотрикса опоясанного наблюдается гетероталличность, т.е. копулируют гаметы только из разных нитей (+ и –). Сначала зигота с 4 жгутиками плавает (планозигота). Затем она теряет жгутики, покрывается крепкой оболочкой (цистозигота) и окрашивается каротиноидами в красный цвет. После периода покоя, она мейотически делится и вслед за этим возникает 4–16 гаплоидных мейозооспор. Половина из них со знаком +, а другая – со знаком –. Мейозооспоры прикрепляются боком к субстрату и клетка делится на две, нижняя становится ризоидальной, а верхняя формирует нить с генотипической дифференциацией (+ или –), которые будут производить кроме гамет и зооспоры. Зиготу с ризоидом (рис. 17 Д) можно рассматривать как экстремальный не развившийся спорофит.

К порядку улотриксовых относятся ульва (*Ulva*) и энтероморфа (*Enteromorpha*) – морские водоросли. Они имеют пластинчатые талломы. Но на ранних стадиях развития их талломы состоят из прикрепленных к субстрату нитей, очень похожих на нити улотрикса. Позднее кроме поперечных делений клеток нити происходят и продольные, ведущие к формированию двухслойной пластики. У видов ульвы два слоя клеток

остаются плотно сомкнутыми. Таллом до 25 см с гофрированными краями, прикрепляется к субстрату суженным в короткий стебелек основанием (рис. 18).



В

Рис. 18. Улотриксовые.

А *Ulva lactuca* (морской салат) на камне. Краевые клетки бесцветны из-за выхода зооспор. Б *Enteromorpha intestinalis*. Копуляция анизогамет и зигота (з). В зрелый спорофит моностромы Гревилля.

У энтероморфы пластинка состоит из двух слоев клеток, на ранних стадиях они разъединяются и таллом принимает вид трубки или кишки с однослойной стенкой. Отсюда и русское название водоросли – кишечница.

У ульвы и энтероморфы цикл воспроизведения гапло-диплоидный с изоморфной сменой поколений. Гаметофит показывает генотипическую дифференциацию (+ и –), т.е. характерен гетероталлизм. Гаметы двужгутиковые. Возникшая после копуляции зигота сразу же прорастает в спорофит. Он внешне похож на гаметофит, но производит 4 жгутиковые зооспоры, которые возникают в зооспорангиях при мейозе. Мейозоспоры имеют генотипическую дифференциацию (+ и –). Из них возникают соответствующие гаметофиты.

У энтероморфы (табл. 3, О) и моностромы (*Monostroma*) половой процесс протекает в форме анизогамии. Мужские гаметы мелкие, с желто-зелеными хлоропластами, женские – крупные с зелеными хлоропластами (рис. 18Б). Не у всех улотриксовых цикл развития с изоморфной сменой поколений. У моностромы Гревилля (*Monostroma grevillei*) мужской и женский гаметофиты крупные, листовидные от 2 до 15 см длины (табл. 3, М), а в тихих бухтах до 1 м. Возникающая зигота

развивается в одноклеточный спорофит. Он имеет форму булавовидного пузыря с толстой оболочкой, инкрустированной солями кальция. Через б.м. длительное время содержимое диплоидного растения мейотически делится с образованием зооспор. Таким образом, цикл развития гапло-диплоидный с гетероморфной сменой поколений.

У водоросли *Prasiola stipicata* (семейство прازیоловые) имеется широкопластинчатый таллом и своеобразный жизненный цикл. Листовидный спорофит выполняет чисто вегетативную функцию. На верхних участках его после мейоза следует митоз и возникает многослойный гаметофит, остающийся на спорофите и срастающийся с ним в течение всей жизни. Одиночные участки клеток гаметофита производят яйцеклетки, другие участки – мелкие двужгутиковые сперматозоиды. В каждой клетке формируется по одной гамете. Половой процесс оогамный. Слившиеся гаметы дают зиготу, которая прорастает в новый спорофит. Гаметофит, до образования половых клеток, морфологически подобен спорофиту, поэтому цикл развития прازیолы, вероятно, можно считать изоморфным.

Порядок Chaetophorales – Хетофоровые. Талломы у многочисленных представителей этого порядка образуют разветвленные нити, клетки которых содержат 1 ядро с 1 хлоропластом. Обычно талломы гетеротрихальные (разнонитчатые), т.е. состоят из 2 частей: “подошвы” из разветвленных, часто псевдопаренхиматических нитей, которые стелятся по субстрату, и из б.м. разветвленных, прямостоячих нитей, несущих репродуктивные органы (табл. 3, F, H, I, K, L). Правда, у большинства родов такое двучленное строение таллома есть только в зачаточном состоянии, не всегда ярко выражено, и даже не обнаружено.

При делении клетки новая поперечная клеточная стенка строится с помощью фикопласта, как у некоторых улотриковых. Образование поперечной стенки с помощью фрагмопласта отмечено у колеохеты (*Coleochaete*).

Бесполое размножение происходит зооспорами или апланоспорами. Половой процесс изо-, анизо- или оогамный. Наряду с гаплоидным циклом развития, встречается и диплоидный.

Многие виды хетофоровых – разнообразные эпифиты на

водорослях и других водных растениях – обитатели пресных вод (например, хетофора – *Chaetophora*, стигеоклониум – *Stigeoclonium*, колеохета – *Coleochaete*, рис. 19 А, В). Некоторые виды ведут наземный образ жизни, в связи с этим развивают высоко дифференцированные талломы (*Frittschiella* – фричиелла, рис. 20).

Типичный род порядка хетофора (*Chaetophora*, табл. 3, Н) образует боковые ветви, переходящие в конечные многоклеточные волоски, из вытянутых бесцветных отмерших клеток. Многие формы объединяются с помощью слизи в колонии, состоящие из многих особей. У стигеоклониума (рис. 19А) встречаются 4 жгутиковые зооспоры (рис. 19Б) и двужгутиковые изогаметы. Колеохета (рис. 19В) – пресноводный эпифит, имеет дисковидной формы подошву с особо дифференцированными волосками, в которых хлоропласты вращаются спонтанно. Половой процесс oogамный. Бутылковидной формы oogоний имеет бесцветную шейку, которая на вершине открывается для приема двужгутиковых сперматозоидов (рис. 19Г, Д). После оплодотворения возникает крупная, шаровидная зигота и одновременно растут ее несущие клетки и соседние клетки нити, так что они заключают зиготу в слой плектенхимы, формируя “цистозиготу” (рис. 19,3). При ее прорастании мейозозооспоры образуются не сразу. Сначала внутри зиготы после мейоза возникает 16 или 32 гаплоидных тельца, каждое из них превращается в зооспору.

Трентеполия (*Trentepohlia*, рис. 20) встречается часто как симбионт в лишайниках или растет на суше, обычно на камнях. Как эпифит на фиалке душистой, стволах деревьев, в тропиках – на листьях. Таллом гетеротрихальный. Часто зеленая окраска маскируется каротиноидами, которые придают водоросли кирпично-красный цвет. Вегетативное размножение происходит разрывом нити на отдельные участки, которые переносятся ветром. Приспособление к наземному образу жизни выражается и в том, что и зооспорангии распространяются ветром. Четырехжгутиковые зооспоры образуются в специальных, крючковидных зооспорангиях, сидящих на клетках-ножках. В шаровидных гаметангиях, которые также раз-

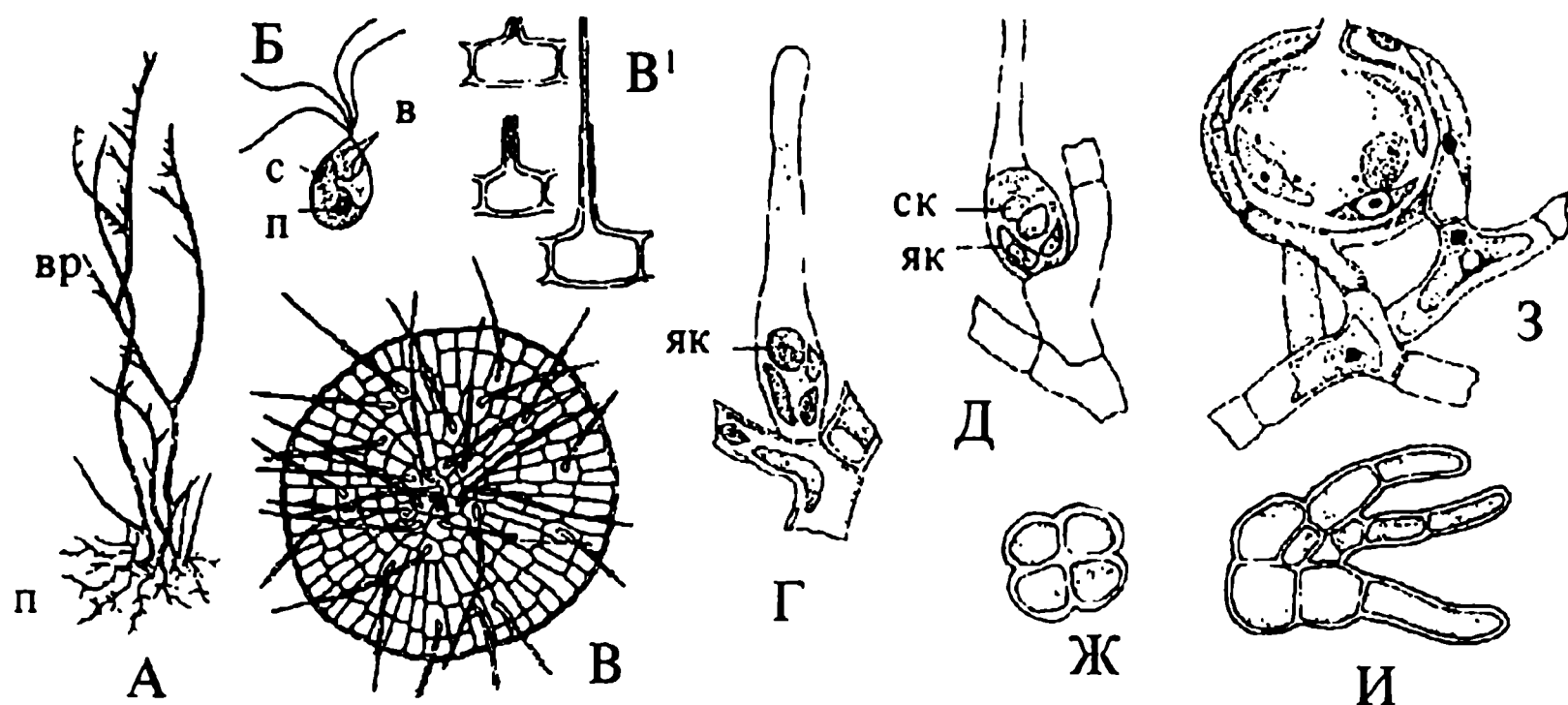


Рис. 19. Хетофоровые.

А – *Stigeoclonium tenue*, п – подошва, вр – вертикальные нити. Б – *Stigeoclonium subspinosum*, зооспора: п – пиреноид, с – стигма, в – пульсирующие вакуоли. В – *Coleochaete scutata*, подошва. В' – *Arphanochaete repens*, развитие волоска. Г-З – *Coleochaete pulvinata*. Г – оогоний с яйцеклеткой. Д – оплодотворение, як – яйцеклетка, ск – ядро сперматозоида. З – зигота с покровами после оплодотворения. Ж, И – *Pleurococcus naegelii*.

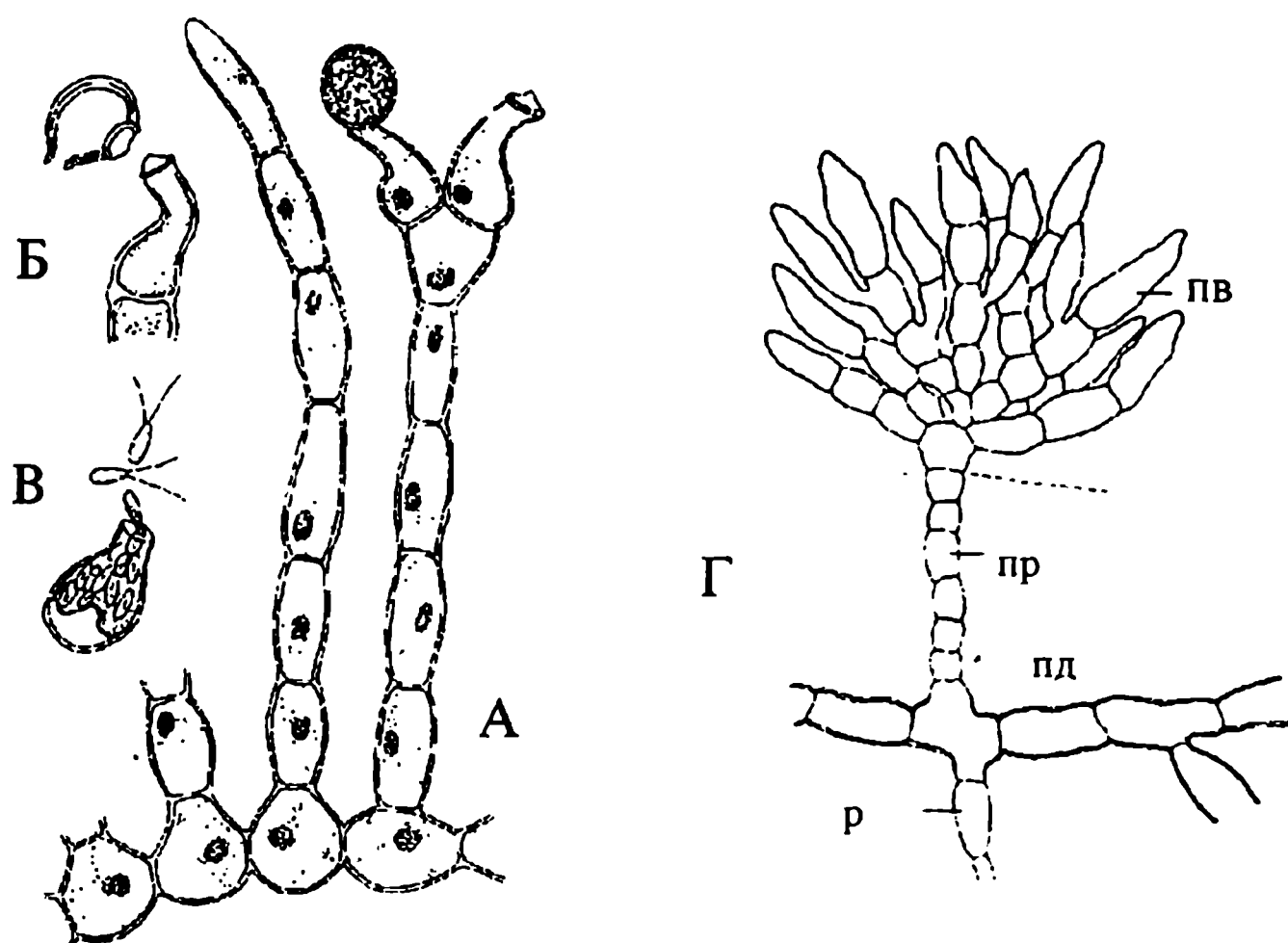


Рис. 20. Хетофоровые.

А – *Trentepohlia aurea*, участок таллома со стелющимися нитями и прямо-стоячими ветвями (верхушечные клетки с зооспорангием, другой спорангий опадает). Б – *T. umbrina*, отделение опорожненного спорангия. В – *T. umbrina*, зооспорангий с выходящими зооспорами. Г – *Fritschiella tuberosa*: п – поверхность почвы, пр – прямостоячие нити, пд – подземные, стелющиеся нити, р – ризоид, пв – пучок вторичных нитей.

носятся ветром, формируются двужгутиковые гаметы. Однако копуляция их происходит очень редко. Гаметы развиваются в основном партеногенетически, прорастая как и зооспоры, во влажной среде в новые нити.

Повсеместно распространена наземная водоросль плевроккок (*Pleurococcus*, рис. 19Ж, И), образующая зеленый налет на коре деревьев, старых досках заборов, на стенах и камнях. Размножается только вегетативным путем.

Род фричиелла (*Fritschiella*), единственный вид которого (рис. 20Г, *F. tuberosa* – Фричиелла клубненосная) найден в Индии, Африке и Японии, растет на влажных почвах. Таллом гетеротрихальный, состоящий из подземных, горизонтально лежащих и ветвящихся нитей, от них отходят первичные вертикальные нити. Они прорастают сквозь тонкий слой почвы и развивают над ее поверхностью кустистые побеги. Здесь явная дифференциация таллома как у высших растений, с одной стороны – на подземную, резорбирующую часть, а с другой – на ассимиляционную. Для фричиеллы характерен гапло-диплоидный цикл развития с изоморфной сменой поколений.

Порядок Oedogoniales – Эдогониевые. Это третий порядок зеленых водорослей с трихальной организацией таллома (табл. 3, D, E). Нити не ветвящиеся, хлоропласт сетчатый с несколькими пиреноидами (рис. 21А). Бесполое размножение многожгутиковыми зооспорами (рис. 21,з).

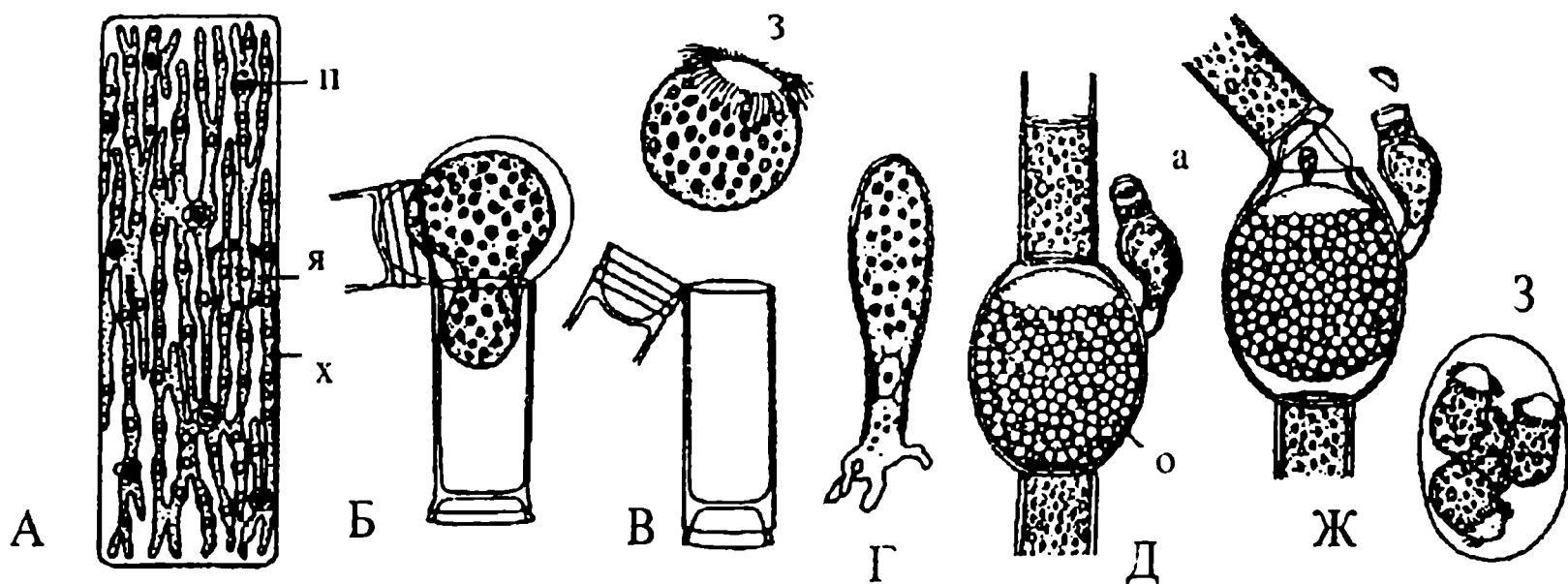


Рис. 21. Эдогониевые. Род эдогониум.

А – одиночная клетка. **Б-Г** – *Oedogonium concatenatum*, выход и прорастание зооспор. **Д-Ж** – *Oed. ciliatum*, оплодотворение. **З** – прорастание зиготы; **а** – мужское растение, **х** – хлоропласт, **я** – ядро, **о** – оогоний, **п** – пиреноид, **з** – зооспора.

Половой процесс оогамный. Жизненный цикл – гаплоидный. Деление и растяжение клеток связано с образованием “колпачка” в верхнем конце клетки. До деления ядра в верхнем конце клетки по поперечной перегородке из внутренних слоев возникает кольцевой валик, вдающийся в полость клетки (рис. 22А). Он состоит обычно из аморфной, растяжимой

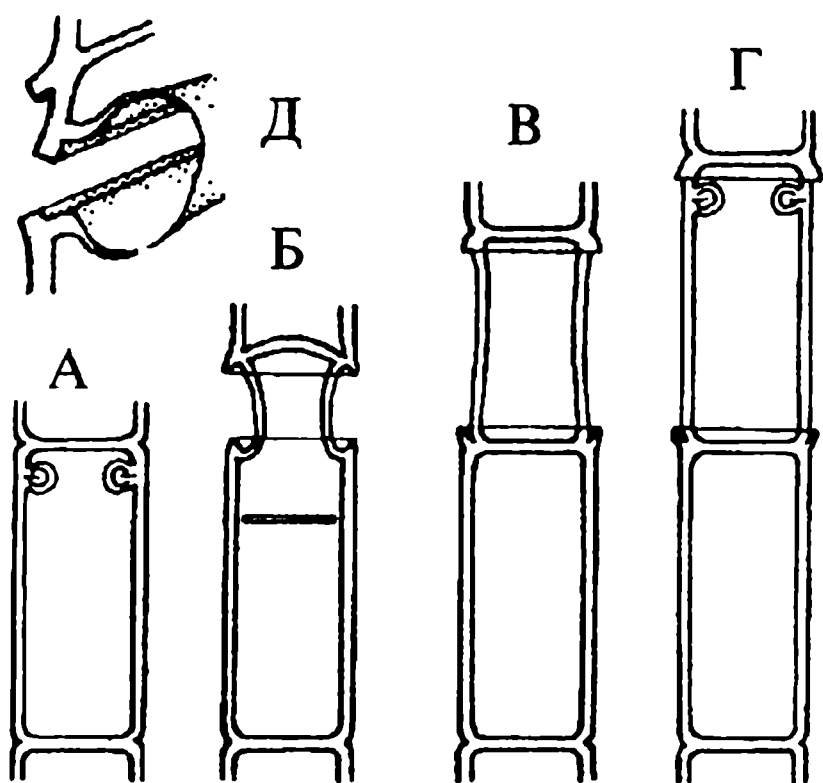


Рис. 22. Род Эдогониум.

А-Г – образование колпачка при делении клетки. Д – разрыв клеточной стенки валиком.

фракции клеточной стенки. После завершения деления ядра между дочерними ядрами появляется фикопласт, из которого позднее формируется поперечная перегородка. После деления ядра наружные слои клеточной стенки в области кольцевого валика разрываются трещиной кольцевой формы, а сам валик начинает растягиваться в длину, образуя новый цилиндрический участок стенки, вставляющийся между частями старой стенки (рис. 22Б-Г).

На уровне разрыва старой материнской клетки образуется поперечная перегородка.

Таким образом, стенка верхней клетки, из двух дочерних, образована растянувшимся валиком, лишь сверху имеется часть материнской клетки выше кольцевого разрыва первичной стенки. Эта часть и образует колпачок. Клетка с колпачком делится повторно и имеет столько колпачков, сколько было делений.

Крупные зооспоры возникают по одной внутри клеток нити. Они имеют субапикальный венец из многочисленных жгутиков (рис. 21,з) вокруг бесхлорофилльного конца зооспоры. В клетках нити возникают и оогонии. При этом клетка нити вздувается и формирует оогоний бочонковидной формы (рис. 21Е). Оогоний содержит одну яйцеклетку и остается долгое время закрытым. На других нитях или на других рас-

тениях (при половой дифференциации) во: антеридии, в каждом развивается по 2 желтоватых сперматозоида с венцом из жгутиков. У двудомных видов наблюдается своеобразный половой диморфизм. Антеридии развиваются на особых карликовых растениях, которые возникают из так называемых андроспор, отличающихся от обычных зооспор меньшими размерами. Андроспория – мужская карликовость. Андроспоры оседают на оогонии или соседние с ними клетки и прорастают, образуя 2–3 клеточные растения (рис. 21Д), верхние клетки их функционируют как антеридии. Оогонии формируются на обычных нитях. После созревания оогония сперматозоиды привлекаются к яйцеклетке хемотаксически. Оплодотворение происходит внутри оогония. Зигота покрывается крепкой оболочкой. При её прорастании происходит мейоз и возникает 4 мейозооспоры, которые дают новые растения. Цикл развития гаплоидный.

Порядок Cladophorales – Кладофоровые или Сифонокладиевые. Представители порядка представляют сифонокладиевую ступень организации у зеленых водорослей. На этом основании их называют сифонокладиевыми. В большинстве своем это нитчатые, обычно ветвящиеся формы с многоклеточным талломом. Клетки крупные, многоядерные. Многоядерные клетки есть и в других порядках (например, диоркокковые, у водяной сеточки). Это ряды параллельного развития.

Широко представлены в пресных водоемах, в основном текучих, и в морях. Виды рода кладофора (*Cladophora*) прикрепляются к субстрату ризоидальными клетками (рис. 23А). Обычно талломы прикрепляются к субстрату в пресных водах только в молодом состоянии. Позднее они могут отрываться и, разрастаясь, образуют скопления “тины” желто-зеленого

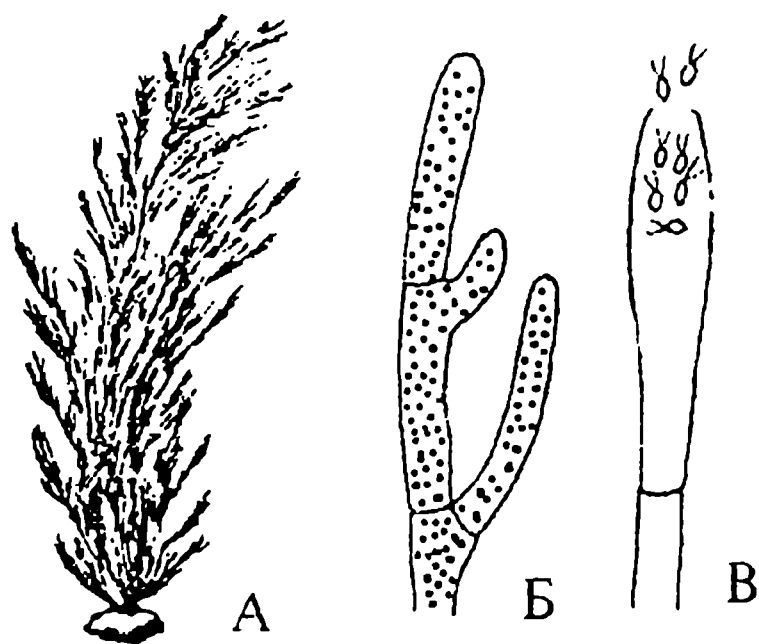


Рис. 23. Род Кладофора

А – внешний облик. Б – ветвление.
В – гаметангий с гаметами.

цвета, не слизистые на ощупь. Рост нитей вершущечный. Деление клеток нити происходит путем перешнуровывания. Ветвление происходит благодаря раскалыванию “основной клетки” перегородкой под острым углом к поперечной стенке.

Постенно расположенный хлоропласт сетчатой формы и содержит пиреноиды с крахмальными зернами. Стенка клетки состоит из целлюлозных микрофибрилл, которые располагаются слоями под различными углами и придают стенке высокую прочность.

Бесполое размножение осуществляется зооспорами, развивающимися в большом количестве в зооспорангиях, которые слегка отличаются от обычных вегетативных клеток и располагаются на концах боковых ветвей. Половой процесс протекает в форме изогамии, гаметы двужгутиковые.

У морских форм цикл воспроизведения гапло-диплоидный с изоморфной сменой поколений. Каждая генерация может размножаться вегетативным путем. Мейозооспоры у морских форм четырехжгутиковые, а у пресноводных – двужгутиковые (рис. 23С).

Живущая в пресных водах *Cladophora glomerata* имеет иной цикл развития. Здесь гаметофитная стадия выпадает. Этот вид является диплонтом. При бесполом размножении редукционного деления не происходит и возникающие зооспоры содержат диплоидные ядра. Они прорастают в диплоидные растения. Мейотическое деление происходит при формировании гамет. Зигота прорастает в диплоидный спорофит.

Рода ризоклониум (*Rhizoclonium*) и сфероплея (*Sphaeroplea*) отличаются от кладофоры неветвящимися нитчатыми талломами. Род сфероплея встречается ранней весной в пресных водоемах. Клетки нити сильно вытянутые, цилиндрические. Хлоропласты в виде колец, с гладкими или изрезанными краями. Нити не прикрепляются к субстрату. Бесполого размножения нет. Половой процесс oogамный. Клетки нити превращаются в oogонии и антеридии. Сперматозоиды выходят наружу и через отверстие в oogонии проникают внутрь и оплодотворяют яйцеклетку. Возникшая зигота покрывается толстой оболочкой. Прорастает только весной и формирует 4 двужгути-

ковых зооспоры, которые прорастают в новые нити. Цикл развития гаплоидный.

Порядок Siphonales – Сифоновые. Порядок объединяет водоросли с сифональным типом организации таллома. Отличительная черта ее – отсутствие клеточных перегородок. Внутри таллома имеются только механические тяжи (балки). Талломы крупных размеров, чрезвычайно разнообразной формы, представляют собой одну клетку, одетую толстой, часто слоистой стенкой (рис. 24). В составе клеточной стенки имеется маннит и ксилан. В цитоплазме находятся многочисленные ядра и хлоропласты. Сифоновые содержат два особых ксантофилла – сифонеин и сифоноксантин.

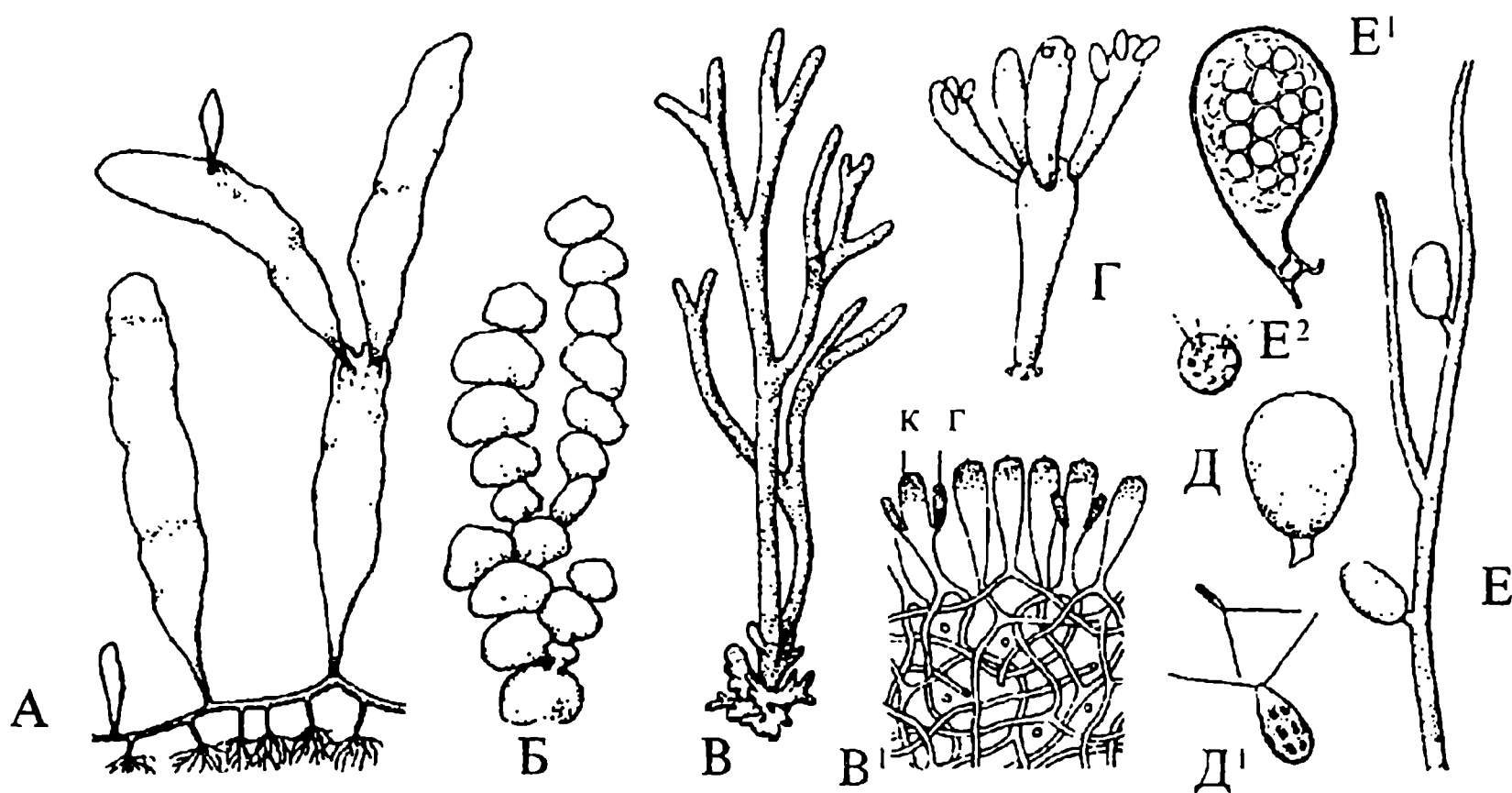


Рис. 24. Сифоновые.

А – *Caulerpa prolifera*. Б – *Halimeda tuna*. В – *Codium tomentosum*. В' – он же с поперечным разрезом таллома. Г – *Valonia urticularis*. Д – *Derbesia marina* ("Halicystis ovalis"), гаметофит. Д' – то же, мужские и женские гаметы. Е – *Derbesia marina*, участок таллома спорофита. Е' – то же, спорангий. Е' – зооспора; к – кора таллома, г – гаметангий.

Вегетативное размножение происходит частями таллома. Бесполого размножения нет. Половой процесс анизогамный, реже изогамный. Жизненный цикл у некоторых видов гаплодиплоидный с изоморфной или гетероморфной сменой поколений. Большинство видов – диплонты, редукционное деление происходит при формировании гамет.

Сифоновые широко распространены в тропических морях.

В составе порядка несколько семейств, которые можно объединить в две группы. Первая группа объединяет формы с шланговидными талломами, а вторая — с производными от них плетневидными.

Семейство Bryopsidaceae — Бриопсиевые. Типичный представитель род бриопсис (*Bryopsis*). Таллом состоит из вертикально растущих толстых нитей, до 10 см длины, в верхней части их перисто расположены боковые ветви, они могут дважды ветвиться. К субстрату прикрепляется разветвленным участком таллома с ризоидами.

Вегетативное размножение происходит с помощью “боковых перышек” (ветвей), которые при отделении от материнского растения образуют новые. При половом размножении в основании боковых ветвей формируются гаметангии, которые отделяются от остальной части таллома поперечной перегородкой. При этом гаметангии возникают на мужских и женских растениях. Половой процесс анизогамия. После копуляции гамет вначале возникает четырехжгутиковая зигота (планозигота), которая потом сбрасывает жгутики и прорастает в мелкий слабо разветвленный, шланговидной формы спорофит. Такой таллом вначале содержит только одно крупное ядро. Через некоторое время этот спорофит может развиваться двумя способами. При гаплоидном (однофазном) цикле (например, у *Bryopsis pulmosa*) спорофит является исключительно проростком (протонемой), в нем растет только ядро и образуется затем, в результате мейоза, много мелких ядер и происходит прорастание в мужские или женские гаметофиты. У других форм цикл развития двухфазный (*Bryopsis hyponoides*). В спорофите (протонеме) происходит мейоз и образуются зооспоры с венцом из жгутиков. Из них возникают новые гаплоидные растения. В обоих случаях гаметофит имеет другую стенку клетки чем спорофит. У гаметофита она состоит из ксилана и целлюлозы, а у спорофита из маннана. У *Bryopsis halymeniae* зигота вырастает в крупный нитчатый, разветвленный спорофит, ранее известный под названием *Derbesia marina*, т.е. этот спорофит был описан как особый род дербезия. У

дербезии гаметофит имеет пузыревидную форму (рис. 24Д), 0,3–0,5 см с ризоидом в основании. Вследствие незнания связи этого растения со спорофитом его ставили в особый род халицистис (*Halicystis*, рис. 24Е). В спорангиях, развивающихся на верхушках нити дербезии (рис. 24Е¹, Е²) и отделяющихся поперечной перегородкой от остальной части таллома, возникают мейозооспоры, которые прорастают в гаметофиты *Bryopsis halymeniae*. Таким образом, цикл развития здесь гапло-диплоидный с гетероморфной сменой поколений.

Семейство Caulerpaceae – Каулерповые. Представители очень разнообразной формы, распространены в теплых морях. Типичный представитель род каулерпа (*Caulerpa*, рис. 24А). Образует бесцветную, стелющуюся цилиндрическую ось, до 1 м длины (подобие корневища), от которой с одной стороны в субстрат отходят сильно ветвящиеся ризоиды, а с другой – ряд вертикальных, зеленых, уплощенных участков таллома – ассимиляторов, длина которых может быть несколько дециметров. Эти крупные водоросли состоят из одной многоядерной гигантской клетки, от внутренней стенки отходят вовнутрь многочисленные, ветвящиеся балковидные выросты (тяжи). Стенки клетки содержат в основном ксилан. Ксилановые тяжи пересекают центральную полость таллома во всех частях, каждый тяж одет цитоплазмой.

Каулерпа размножается вегетативным путем, участками таллома. Известно и половое размножение. Гаметы возникают на ассимиляторах. Скопившаяся в отдельных участках цитоплазма, ядра и хлоропласты распадаются на отдельные одноклеточные части, из которых и возникают гаметы. При образовании гамет происходит редукционное деление. Гаметы не одинаковые по размеру. Возникшая после сингамии зигота прорастает в диплоидное растение.

Диплоидный цикл развития характерен и для кодиума (*Codium*, рис. 24В). Талломы их могут достигать 1 м длины, образованы из сплетения разветвленных, без поперечных перегородок, нитей, которые образуют псевдопаренхиматические (плектенхимные) талломы. Они прикрепляются к субстрату базальным диском. В теплых морях распространен и род ха-

лимеда (*Halimeda*, рис. 24Б), дисковидной формы части таллома у него инкрустированы известью. Эти рода известны из позднего палеогена.

Семейство Valoniaceae – Валониевые. Отличается от других сифоновых по особенностям механизма деления клеток. Протопласт гигантской клетки расщепляется на многие части различного размера, которые покрываются новой оболочкой внутри материнской клетки. Так возникает многоядерный, псевдопаренхиматический таллом. Таллом валонии (*Valonia*, рис. 24Г) содержит крупную вакуолю, много ядер и многочисленные постенные хлоропласты. Бесполое размножение – зооспорами. Половой процесс – анизогамия. Редукционное деление происходит при образовании зооспор. Талломы валонии являются объектами изучения проницаемости и аккумуляции веществ в клетке.

Семейство Dasycaladiaceae – Дазикладиевые. Типичные сифоновые водоросли с радиальной симметрией таллома (рис. 25).

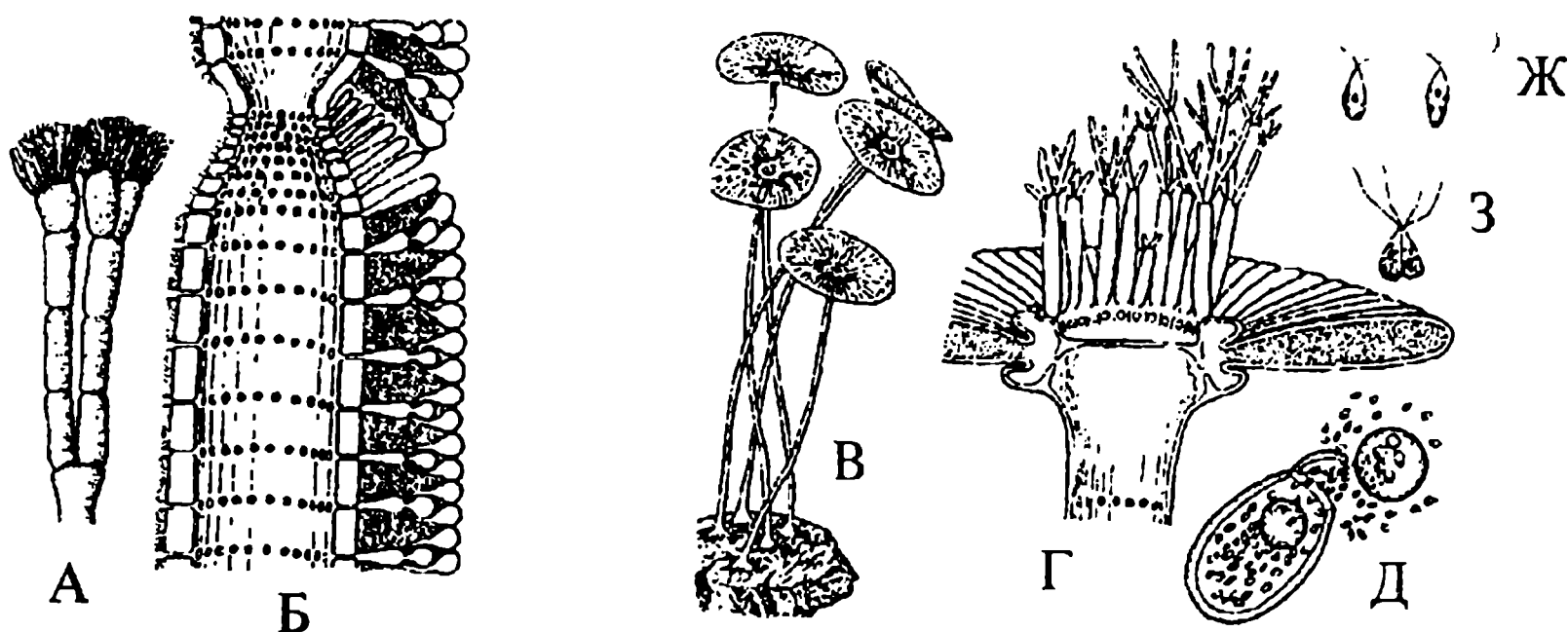


Рис. 25. Дазикладиевые.

А – *Symplocaria barbata*, верхняя часть таллома. Б – она же, продольный разрез через участок таллома; пунктиром показан известковый чехол. В-Г – *Acetabularia mediterranea*. В – внешний вид таллома. Г – продольный разрез через зонтик; верхний венец со стерильными ветвями, ниже рубцы от опавших стерильных ветвей. Д – открытая циста с выходящими гаметами. Ж – гаметы. З – копуляция.

В верхней части участки таллома продолжают в волосовидные нити, которые могут сбрасываться, оставляя после себя рубцы (рис. 25А). Стенка клетки состоит преимущественно из маннана. Таллом прикрепляется к субстрату ризоидом. Выше

основания таллома боковые ветви располагаются мутовчато и дают оси второго и третьего порядков (рис. 25Б). Конечные ветви формируют разнообразные гаметангии.

Объектом морфогенетических исследований является ацетабулярия (*Acetabularia*, рис. 25В). Она несет на неразветвленной вертикальной оси (длина ее 3—5 см, иногда до 18 см) зонтико-видную шляпку, состоящую из радиальных стерильных осей, которые вначале рыхло расположены, а потом плотно соединяются друг с другом и превращаются в гаметангии (рис. 25Г).

Таллом вначале имеет одно крупное (первичное) ядро, которое находится в ризоиде. После образования зонтика оно делится на многочисленные вторичные, гаплоидные ядра, которые перемещаются в радиальные оси зонтика (камеры) и в них образуют цисты с крепкими стенками. При этом лучи зонтика плотно смыкаются. После распада зонтика цисты освобождаются. Они открываются крышечкой (рис. 25Д) и из них выходят гаметы. При копуляции изогамет возникает зигота. Согласно новейшим исследованиям, ацетабулярия не диплонт, так как уже первичное ядро гаплоидно, следовательно редукционное деление происходит при прорастании зиготы. На протяжении большей части жизненного цикла – до наступления размножения – ацетабулярия не только одноклеточная, но и одноядерная.

Чтобы получить безядерную клетку ацетабулярии достаточно отрезать ризоид с ядром. Оставшаяся часть клетки остается живой и активной и даже формирует зонтик, но в нем нет цист с гаметами, ибо не было ядра. Первичное ядро, безусловно, выделяет вещества, которые накапливаются в верхних трюлах и контролируют дальнейший рост клетки.

Во внешней стенке дазикладневых откладывается карбонат кальция. Дазикладневые играли определенную роль в образовании осадочных горных пород, особенно в триасе. Широко были представлены в кембрийском периоде – 120 родов. В настоящее время живет 10 родов. Дазикладневые являются руководящими формами для установления возраста осадочных горных пород и филогении.

КЛАСС CONJUGATORHUSCEAE (=ZYGNEMATORHUSCEAE) – КОНЬЮНГАТЫ, ИЛИ ЗИГНЕМОВЫЕ

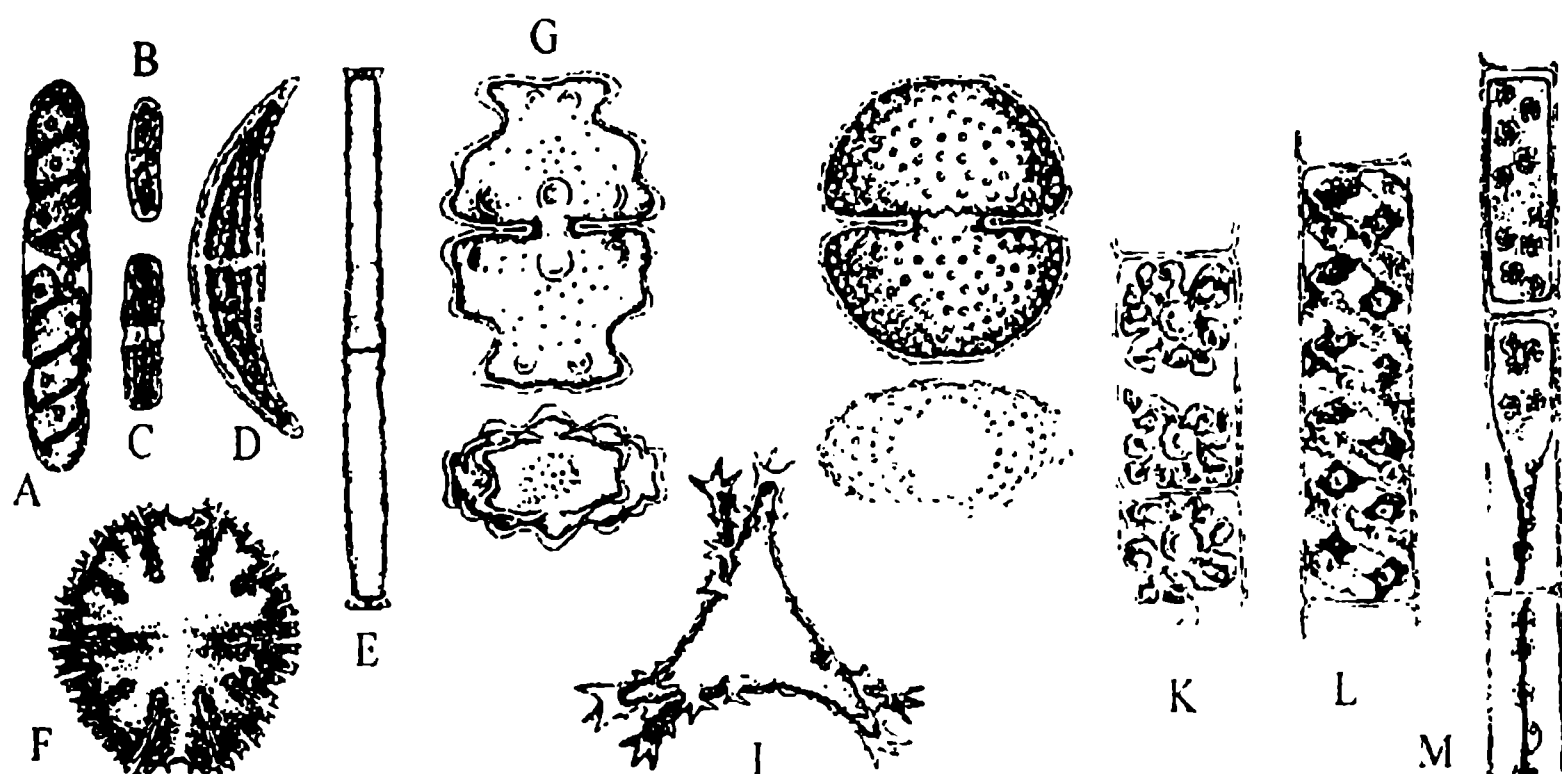
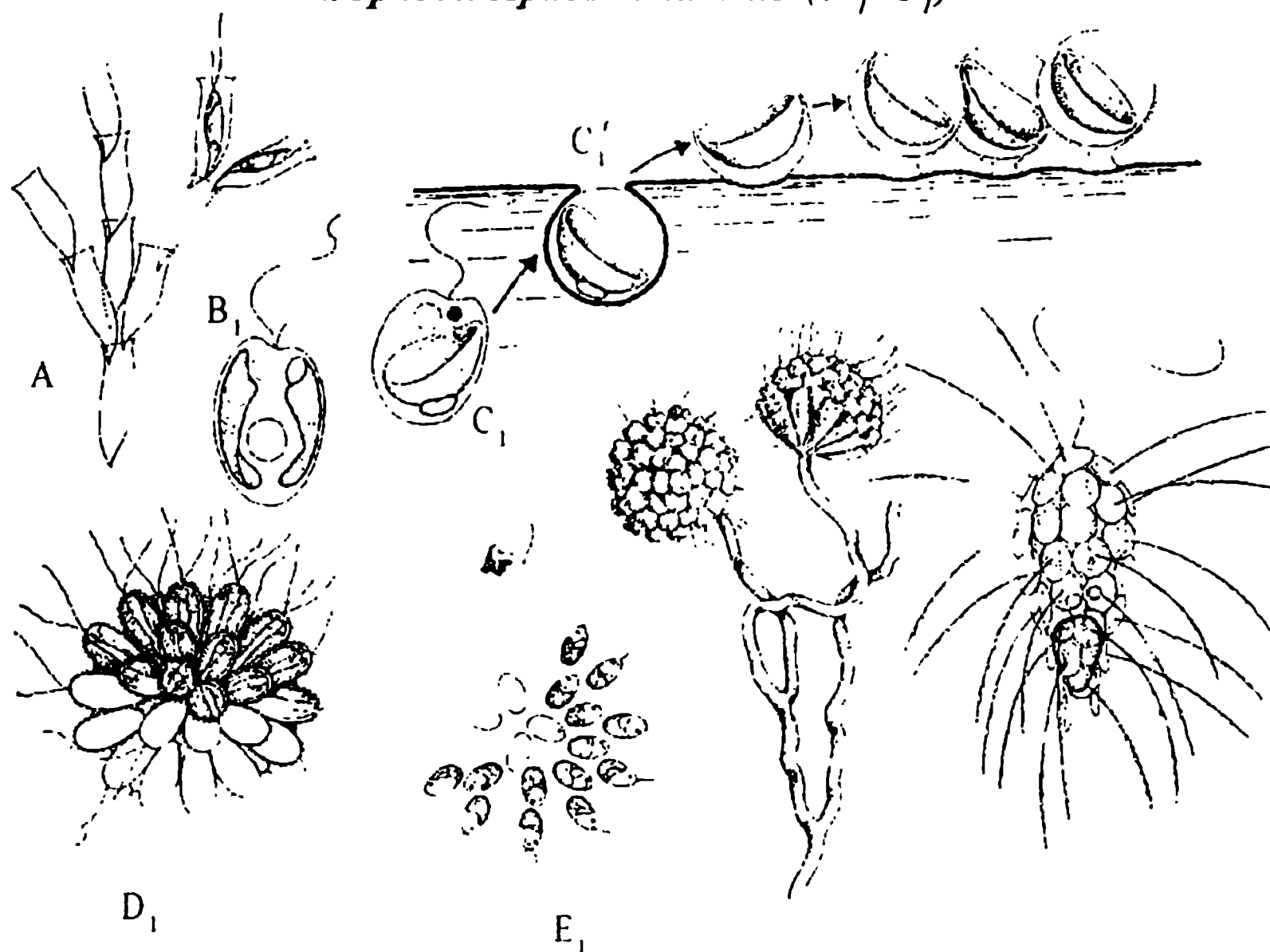
В настоящее время типу клеточного деления придают большое значение в систематике зеленых водорослей. Класс конъюгаты и класс харовые (*Charophyceae*) объединяют даже в один класс по структурным и биохимическим признакам. Например, деление клеток в обоих классах происходит следующим способом: ядерная оболочка как и у высших растений разрушается вначале митоза. Имеется устойчивое веретено деления и возникающий фрагмопласт дает начало поперечной перегородке. В цикле развития мейоз происходит на стадии зиготы. Цикл развития гаплоидный.

Класс конъюгат объединяет одноклеточные и нитчатые водоросли (табл. 4) с полным отсутствием жгутиковых стадий в цикле развития. Бесполого размножения с помощью зооспор нет. Половой процесс в форме конъюгации – слиянии двух амебоидных протопластов вегетативных клеток. В классе до 6000 видов (50 родов), распространенных в планктоне и бентосе только пресных вод. Таким образом, водоросли данного класса коккоидной и трихальной ступени организации. Нитчатые формы не ветвятся, клетки нити содержат по одному ядру. В составе класса один порядок (*Zygnematales* = *Conjugales*) с тремя семействами.

Семейство Mesotaeniaceae – Мезотиниевые. Почти все мезотиниевые – одноклеточные формы, но при погружении в слизь образуют колонии (рис. 26А).

Ступень организации – коккоидная. Клетки цилиндрические с округлыми концами. Стенка клетки гладкая, покрыта слизью. Хлоропласт – или в виде спиральной ленты у спиротении (*Spirotaenia*), или звездчатой формы у нетриума (*Netrium*). У мезотиниума (*Mesotaenium*) в виде пластинки. *Mesotaenium berggrenii* и *Ancylonema nordenskjoeldii* часто образуют “красный снег” в Альпах, Арктике и Антарктике. Вегетативное размножение происходит путем деления клетки в поперечном направлении. Половой процесс – конъюгация. Клетки, погруженные в слизь, располагаются параллельно друг другу свои-

Порядок Конъюгаты (А-М)

Порядок Хризомонадные (А₁-G₁)

А – Spirotaenia, В – Mesotaenium, С – Penium, D – Closterium, E – Pleurotaenium, F – Micrasterias, G – Euastrum, H – Cosmarium, I – Staurastrum, K – Zygnema, L – Spirogyra, M – Mougeotia. А₁ – Dinobryon, В₁ – Ochromonas, С₁ – Chromulina и цисты в нейтроне – С'. D₁ – Synura, E₁ – Uroglena, F₁ – Anthophysa, G₁ – Mallomonas.

ми длинными осями. В месте контакта навстречу друг другу растут выросты. При растворении стенок выростов возникает копуляционный канал, внутри которого встречаются и сливаются протопласты конъюгирующих клеток. Зигота одевается многослойной оболочкой и переходит в состояние покоя. При прорастании она мейотически делится. Все 4 гаплоидных ядра обычно жизнеспособны и дают начало 4 гаплоидным организмам. У некоторых родов (нетриум) жизнеспособными остаются только 2 ядра.

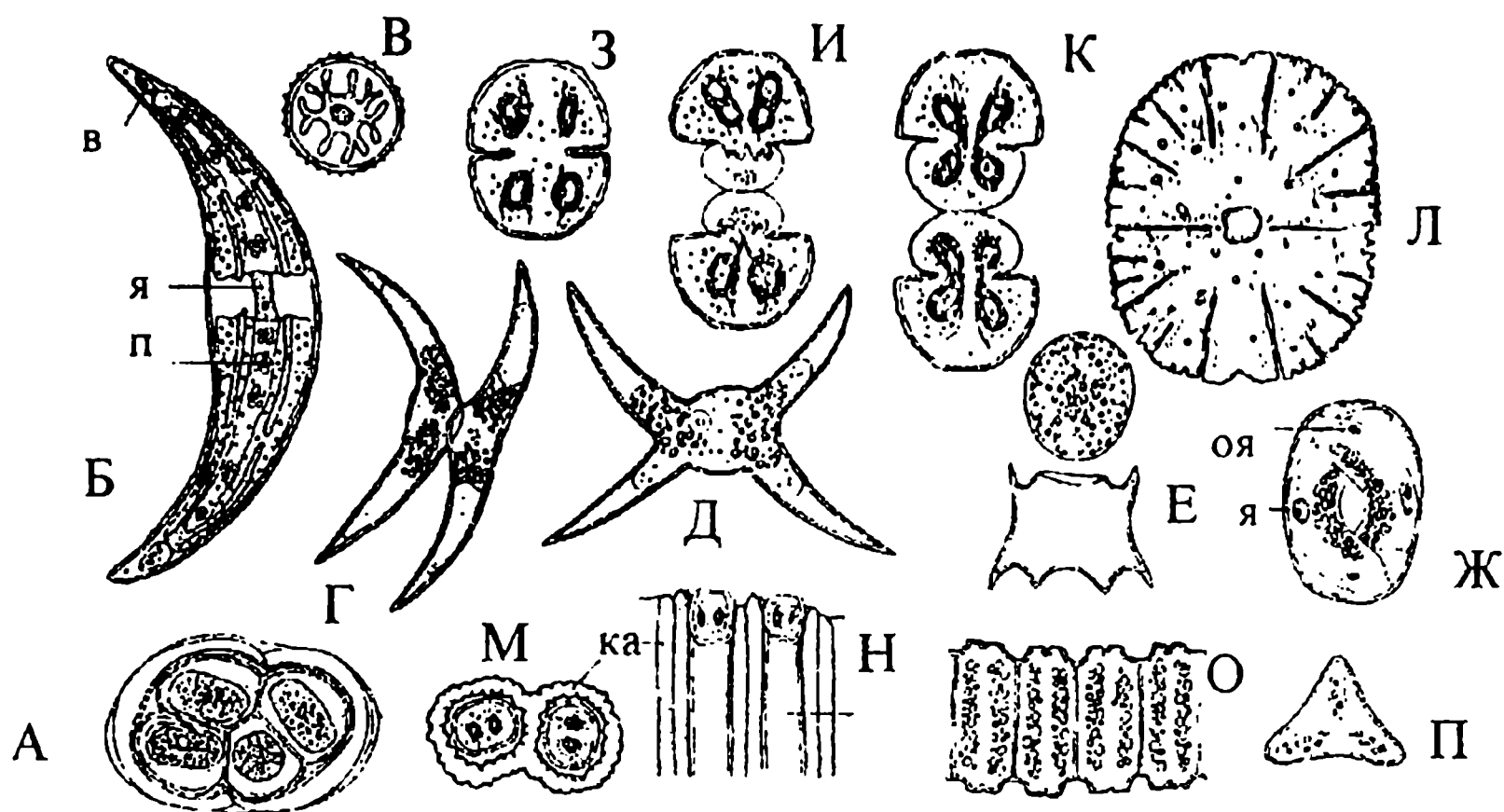


Рис. 26. Мезотиниевые и Десмидиевые.

А – *Mesotaenium braunii*. Б – *Closterium moniliferum*. В – *Closterium regulare*, поперечный разрез через хлоропласт. Г, Д – *Closterium parvulum*, копуляция. Е – *Closterium rostratum*, выход зиготы из покровов. Ж – *Closterium* sp., деление зиготы. З – *Cosmarium botrytis*. И, К – он же, деление клетки. Л – *Micrasterias denticulata*. М, Н – *Oocardium stratum*, вид сверху и продольный разрез. О – *Desmidium swartzii*, часть цепи из клеток. П – то же, поперечный разрез; ка – покровы из карбоната кальция, оя – отмирающее ядро, ж – студенистый стебелек, я – ядро, п – пиреноид, в – вакуоль.

Семейство Desmidiaceae – Десмидиевые. Десмидиевые, как правило, одноклеточные, коккоидной ступени организации водоросли. В большинстве стенка клетки скульптирована, часто соединениями железа. Стенка клетки состоит из двух симметричных половинок, разделенных друг от друга перешейком (рис. 26, З, Л). Стенка клетки двухслойная, наружный слой

может нести шишны, бородавочки и другие выросты. Вся стенка пронизана порами. Каждая половинка внутри содержит половинки хлоропластов с одним или многими пиреноидами. В середине клетки, в области перешейки лежит ядро.

Вегетативное размножение происходит путем деления клетки в области перешейки. Клеточная стенка каждой половинки достраивает недостающую часть (рис. 26И,К). При половом размножении 2 генетически различные клетки располагаются вдоль друг друга и покрываются слоем слизи. Клеточные стенки их открываются в середине. Протопласты становятся голыми как гаметы, они амебоидно изгибаются. Вскоре возникает копуляционный канал между клетками, внутри которого и сливаются протопласты конъюгирующих клеток. У многих видов копуляционный канал не образуется и голые протопласты сливаются выходя из оболочек клеток. Зрелая зигота одета тремя оболочками. При ее прорастании происходит мейоз и возникает 4 гаплоидных ядра. У большинства десмидиевых только 2 остаются жизнеспособными и возникает 2 гаплоидных проростка (рис. 26Ж).

Десмидиевые – изящные водоросли и формы их очень разнообразны. Их клетки полулунной – у рода кластериум (*Clsterium*, рис. 26,3), бисквитной – у космариума (*Cosmarium*) или звездчатой формы – у микроастериаса (*Microsterias*, рис. 26Л). На обоих концах клетки кластериума есть вакуоли с кристаллами гипса, которые находятся в броуновском движении (рис. 26Б). Многие десмидиевые выделяют через поры мембран слизистые нити, с их помощью они медленно движутся вперед.

Десмидиевые развиваются преимущественно в бедных питательными веществами пресных водоемах с низким содержанием рН. Например, в торфяных болотах их отмечается большое разнообразие. Некоторые виды могут жить на богатых известью почвах. Род оокардиум (*Oocardium*) формирует на таких почвах оокардиевый туф (рис. 26 М.Н) благодаря накоплению в стенках клеток извести. Остальные виды могут жить и в слабощелочной среде.

Семейство *Zygnemataceae* – Зигнемовые. Объединяет нитчатые, неветвящиеся формы. Типичным представителем яв-

ляется известнейший род спирогира (*Spirogyra*, рис. 27А). Ее многочисленные виды появляются часто весной в стоячих пресных водоемах, свободно плавают, образуют желто-зеленые, слизистые на ощупь скопления – “тину”

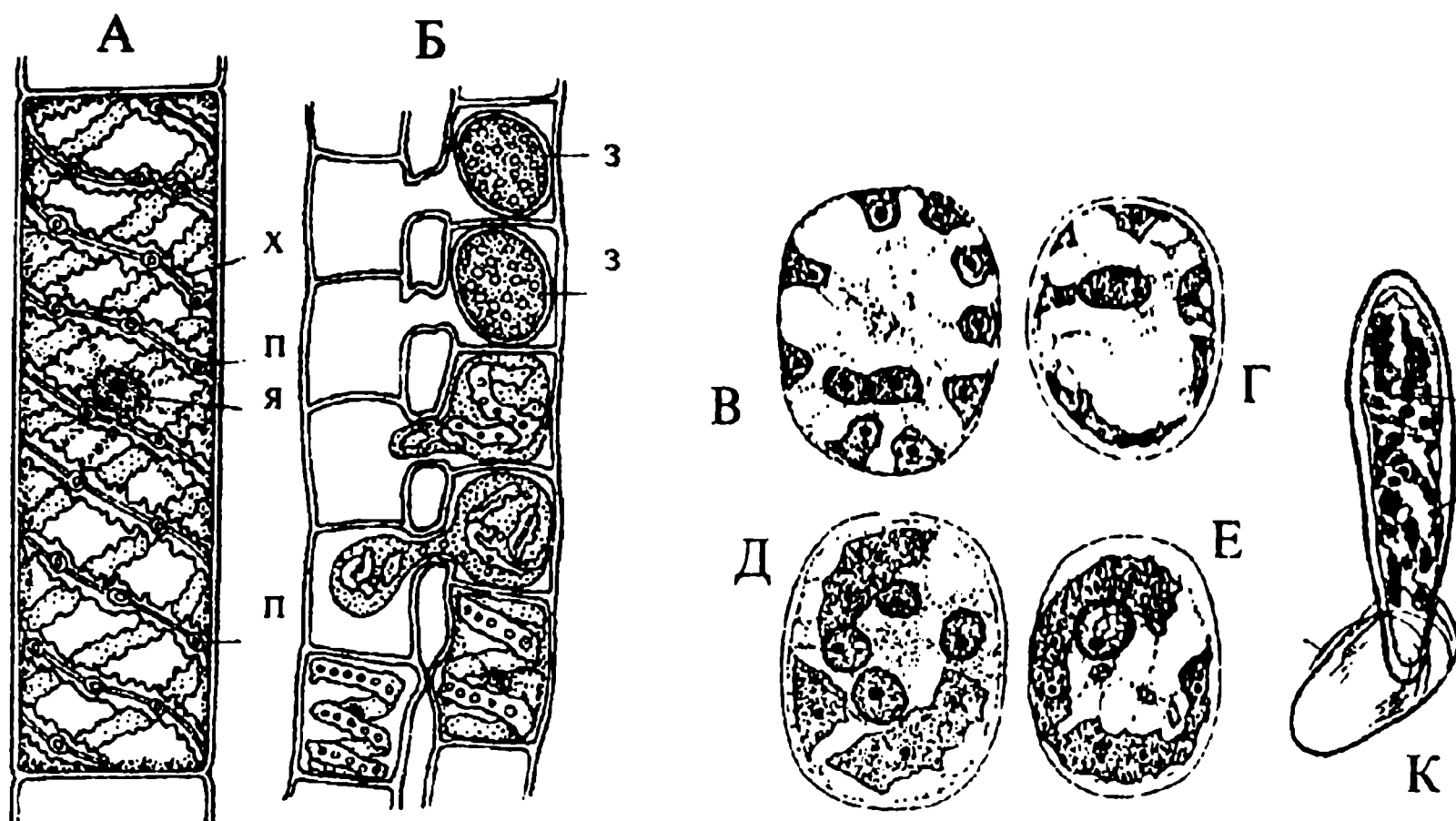


Рис. 27. Спирогира.

А – *Spirogyra jugalis*, клетка. – *Sp. aquiniana*, аннзогамная копуляция; В-К – *Sp. longata*. Молодая и старая зиготы. В – оба половых ядра после копуляции. Г – после слияния ядер. Д – деление ядра зиготы и образование 4 гаплоидных ядер. Е – три ядра дегенерируют. К – одноядерный проросток; хлоропласт, к – ядро, п – пиреноид, з – зигота.

Нити растут интеркалярно благодаря поперечному делению всех клеток нити и их растяжению. Все клетки нити эквивалентны (равноценны). Нити не обладают полярностью. Их гладкие, целлюлозные стенки, лишенные пор, слизистые с внешней поверхности, поэтому нити скользкие на ощупь.

При митозе ядерная мембрана сохраняется. Деление клетки идет с образованием фрагмопласта, поперечная стенка образуется центрипетально. Ядро каждой клетки лежит в середине клетки и как бы подвешено на протоплазматических тяжах, окружающих крупную вакуоль. Хлоропласт в виде спиральных лент, с пиреноидами, расположен постенно.

Вегетативное размножение спирогиры происходит участками нити, которые на поперечных стенках разрываются.

При половом размножении две морфологически одинаковые нити располагаются параллельно и склеиваются слизью. Затем противоположные клетки образуют навстречу друг другу выросты, которые соприкасаются концами. Удлиняясь выросты соединяют нити так, что получается фигура в форме лестницы (рис. 27Б). Стенки на концах выростов растворяются и возникает единый копуляционный канал, соединяющий полости клеток. Протопласты конъюгирующих клеток отстают от стенок и продвигаются в канал. У всех видов спирогиры условно можно выделить мужские и женские нити. Протопласт из мужской нити подвижный, он проходит по каналу и сливается с покоем протопластом (женской гаметой). В сжавшихся протопластах можно наблюдать сократительные вакуоли. Кроме лестничной конъюгации различают и боковую. При ней отростки и канал возникают между соседними клетками нити.

Образовавшаяся зигота, после слияния протопластов, формирует трехслойную оболочку с толстой коричневой стенкой. Заполняется крахмалом и маслом и проходит стадию покоя. При прорастании зигота мейотически делится, из 4 образовавшихся ядер три дегенерируют, так что развивается один проросток, который дает новую нить (рис. 27Д-К).

От спирогиры отличаются формой хлоропласта зигнема (*Zygne-ma*) и мужоция (*Mougeotia*). У зигнемы в каждой клетке имеется 2 многозвездчатых хлоропласта, мужоции (рис. 28) – один пластинчатой формы. Хлоропласт мужо-

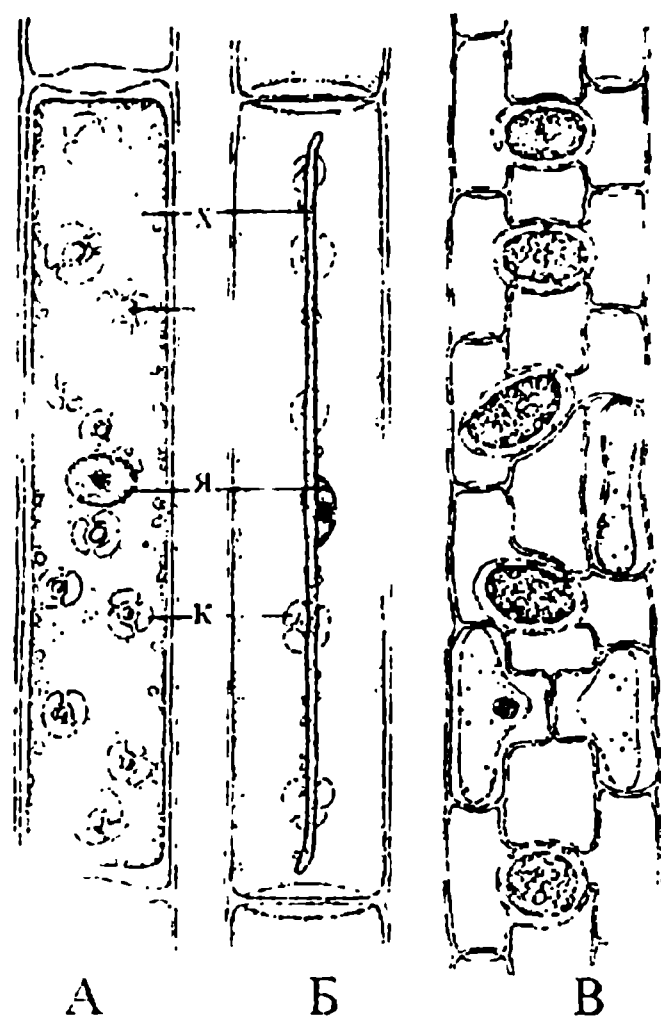


Рис. 28. Мужоция.

А, Б – *Mougeotia scalaris*, хлоропласт широкой и узкой стороной пластинки. В – *Mougeotia calospora*, изогамная копуляция; х – хлоропласт, я – ядро, п – пиреноид, к – крахмал.

ции фотоактивен и реагирует на освещение. Широкой стороной пластины он обращен к свету, но если свет чрезмерно интенсивен, то пластинка поворачивается на 90° и становится узкой стороной к свету. Такой поворот занимает 30 мин.

У обоих родов зигота образуется в середине копуляционного канала (рис. 28В).

Конъюгаты благодаря половому процессу и строению клетки представляют собой хорошо обособленную группу, которая возникла от других групп зеленых водорослей, но лишилась жгутиковых стадий в цикле развития. Конъюгаты – это боковая ветвь в эволюции зеленых водорослей.

КЛАСС CHAROPHYCEAE – ХАРОВЫЕ

Нитчатые талломы харовых всегда вертикально стоящие высотой 20–30 см (иногда до 1 м). Таллом разделен на узлы и междоузлия, что придает ему сходство с хвощами (рис. 29А). Из узлов выходят мутовки боковых ветвей. Боковые ветви ограниченного роста, их называют “листьями” также разделены на узлы и междоузлия.

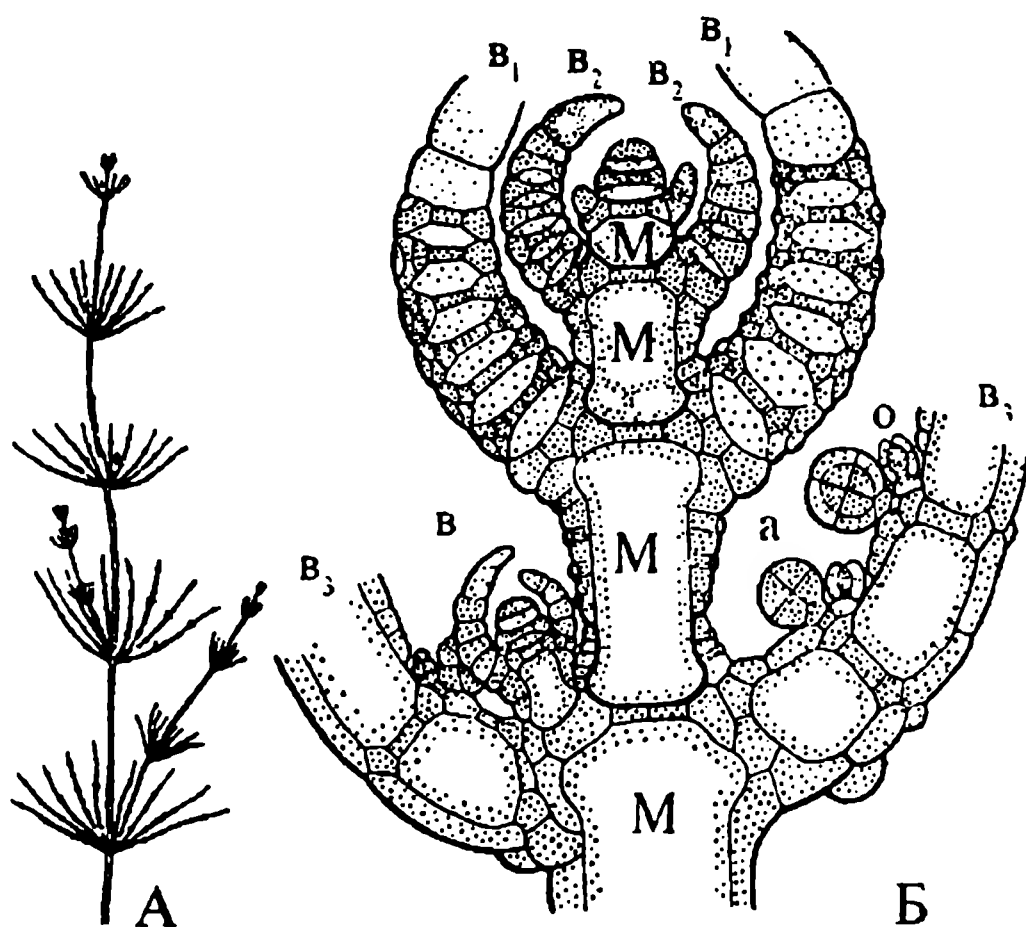


Рис. 29. Таллом хары (*Chara fragilis*).

А – внешний вид, разделение на узлы и междоузлия. Б – продольный разрез через верхушку таллома с верхушечной клеткой: м – междоузлия, а – антеридий, о – оогоний, B_1 – B_3 – боковые ветви.

Молодые клетки вначале одноядерные. Затем ядро делится без митоза (амитотически) и клетки становятся многоядерными. Хлоропласты дисковидной формы, находятся в боль-

шом количестве в постенном слое цитоплазмы, не имеют пиреноидов. Клеточная стенка состоит из целлюлозы и имеет такое же строение, как у высших растений. Поперечные стенки образуются с помощью фрагмопласта.

Харовые оогамные гаплобионты с зиготической сменой ядерных фаз. Вертикально сидящий оогоний харовых окружен винтообразно закрученными коровыми нитями (рис. 30,о). Мужские гаметы возникают в антеридиях шаровидной формы, весьма сложного строения. Двужгутиковые сперматозоиды штопорообразно закручены, а жгутики на поверхности несут чешуйки.

Типичным представителем является род хара (*Chara*) Главная и боковые ветви ее растут верхушкой. Верхушечная клетка куполовидная, отчленяет от себя вниз сегменты. Каждый сегмент делится на две клетки, образуя верхнюю двояковогнутую и нижнюю двояковыпуклую (рис. 29Б). Двояковогнутая дает начало узлу: она делится продольной перегородкой, позднее происходит еще несколько продольных делений этих клеток. Двояковыпуклая клетка растет только в длину, образуя междоузлие. Междоузлие может иметь длину 4–10 см. Цитоплазма клетки междоузлия находится в постоянном движении. В узлах формируются клетки, которые образуют “кору” междоузлий. При этом клетки узла дают начало 2 нитям, одна из них растет вверх, другая – вниз. Они плотно прилегают к клетке междоузлия. Нити коры нарастают так же, как и центральная ось. Таллом прикрепляется к субстрату с помощью многоклеточных ризоидов, возникающих из периферических клеток нижнего узла центральной оси.

Округлые, в зрелом состоянии желто-красные от каротиноидов, антеридии хары и яйцевидной формы зеленые оогонии – хорошо заметны невооруженным глазом, образуются на узлах боковых ветвей (рис. 30). Антеридий состоит вначале из 8 клеток, возникающих из материнской клетки. Каждая из 8 клеток октанта путем тангентальных делений разделяется на три клетки. Так получается в целом 24 клетки, которые формируют шаровидный антеридий. 8 внешних клеток – плоские (щитки) образуют стенку антеридия, окрашенную в желто-крас-

ный цвет; 8 средних клеток (второй октант) образуют клетки-рукоятки, растущие в радиальном направлении; 8 внутренних клеток – шаровидной формы (первичные клетки-головки).

В результате поверхностного роста наружных клеток-цитков возникает полый шар. Все остальные клетки выполняют функцию опоры. Первичные клетки-головки образуют 3-6 вторичных головок, из которых и возникает по 3-5 неразветвленных сперматогенных нитей внутри полого пространства. В клетках сперматогенных нитей возникают спирально закрученные сперматозоиды (рис. 30Г).

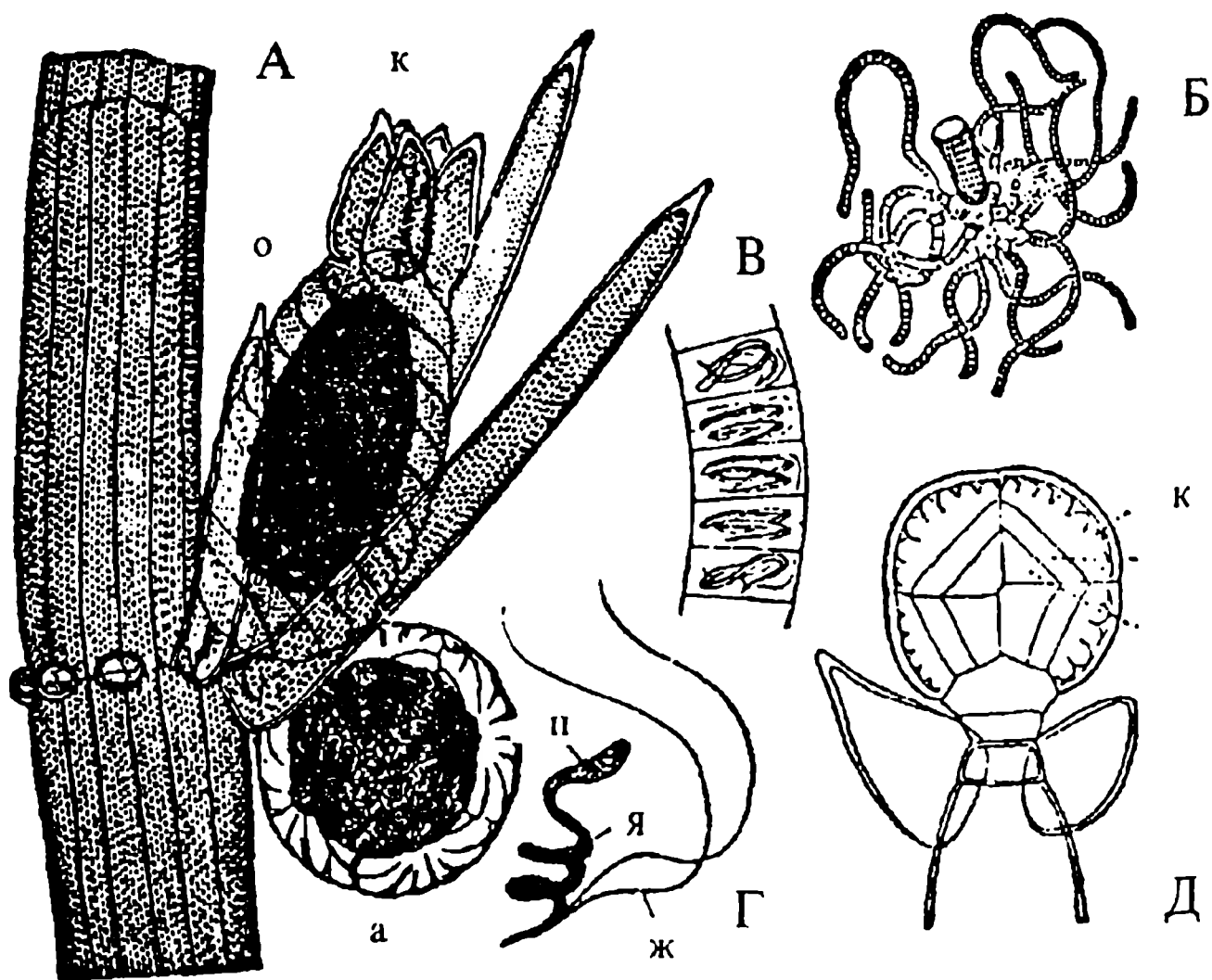


Рис. 30. Харовые. (А, Г – *Chara fragilis*; Б, В, Д – *Nitella flexilis*).

А – боковая ветвь с антеридием (а) и оогонием (о) с покровом и коронкой (к). Б – клетка-рукоятка с головками и сперматогенными нитями. В – клетки сперматогенных нитей, содержащие по 1 сперматозоиду. Г – сперматозоид: ж – жгутики, п – плазма, я – спиральной формы ядро. Д – продольный разрез через молодой антеридий: к – стенка, л – клетка-рукоятка, к – клетка-головка.

Сперматозоиды с двумя жгутиками, без пластид, но со стигмой. Оогоний одноклеточный, содержит капли масла и зерна крахмала, с одной яйцеклеткой. Он несет вначале 5 свободных, позднее спирально закрученных, нитей вокруг оогония, образующих наверху коронку. Под коронкой нити слегка раз-

двигаются, образуя щель, через которую и проникает сперматозоид. После оплодотворения возникает зигота с крепкой оболочкой. Внутренняя стенка коровых нитей утолщается и становится коричневой, инкрустируется часто известью, в то время как наружные стенки коровых нитей вскоре разрушаются. Так формируется ооспора, которая проходит период покоя. При ее прорастании ядро мейотически делится. Из 4 гаплоидных ядер 3 дегенерируют, так что возникает один проросток, дающий начало новому гаплоидному растению.

Своеобразное строение таллома, а также антеридия и оогония с их защитными покровами, спиральные сперматозоиды, которых нет у других водорослей, ставят харовых в особое положение среди зеленых водорослей.

Ископаемые остатки харовых, особенно их зиготы, известны из девона. Из 6 семейств, которые были распространены в то время, сегодня существует только одно. Известно около 300 видов харовых водорослей, распространенных в пресных и солоноватых водоемах, где они часто образуют подводные луга. Пресноводные виды растут в нейтральных и слабо щелочных водах.

Ретроспективный обзор зеленых водорослей. Зеленые водоросли – естественная, близко родственная группа, правда разделенная на дивергентные линии. Эти водоросли от других отделов отличаются довольно четко.

От первоначальных, основных групп зеленых водорослей возникли, большей частью, сегодня живущие зеленые высшие растения. Их исторические родственные связи с высшими растениями весьма вероятны благодаря совпадению таких признаков: ультраструктура хлоропластов и биохимия их пигментов; крахмал как запасное вещество; положение и строение пиреноидов; равные жгутики у подвижных стадий.

Зеленые водоросли морфологически очень разнообразны. В переходе от одноклеточных к многоклеточным формам просматривается ряд ступеней организации. Это в различных классах происходит конвергентно, т.е. в результате независимого исторического развития и касается не только отдельных классов зеленых водорослей, а оказывается генеральным эволюцион-

ным принципом в различных отделах водорослей. Только у простейших форм нет плотной клеточной стенки. У высоко развитых таксонов клетки с б.м. толстыми стенками. Это дает возможность жить вне воды: в почве и воздушной среде.

Среди различных веществ, составляющих клеточную стенку, ведущая роль принадлежит кристаллической целлюлозе, которая располагается в виде пакетов фибрилл.

Первоначально чашевидной формы хлоропласты отчасти превратились в сеточку и одиночные диски, образуются также пластинчатые и лентовидные формы хлоропластов.

Деление клеток или, иначе, отделение дочерних клеток благодаря поперечной стенке проходит различные эволюционные стадии. В простом случае за разделением ядра происходит разделение цитоплазмы еще внутри материнской клетки и возникающая симультанно поперечная перегородка разделяет все части клетки. При этом от боковой стенки возникает центрипетально валик, постепенно растущий к центру и разделяющий материнскую клетку на две. В случае образования новой клеточной стенки с помощью фикопласта, возникает перфорированная клеточная стенка, пронизанная пласмодесмами. Такая же картина наблюдается и при делении клетки с помощью фрагмопласта. Последний тип деления клетки у отдельных зеленых водорослей сходен с таковым у высших сосудистых растений.

Половой процесс прогрессирует от изогамии через анизогамию к специализированной оогамии и наконец к ее высшей ступени, при которой яйцеклетка не покидает оогоний, а оплодотворение происходит в нем. После оплодотворения оогоний может обрастать покровами (*Coleochaete*, рис. 19, 3). Уже до оплодотворения закладываются покровы оогония у харовых водорослей (рис. 30А). Многие зеленые водоросли утрачивают жгутиковые стадии в цикле развития. Так, плеврококк (рис. 30Ж) и хлорококк, приспособившиеся жить вне воды, распространяются благодаря без жгутиковым апланоспорам. У конъюгат вообще нет жгутиковых стадий. В жизненном цикле можно проследить тенденцию к усилению диплоидной фазы (рис. 31).

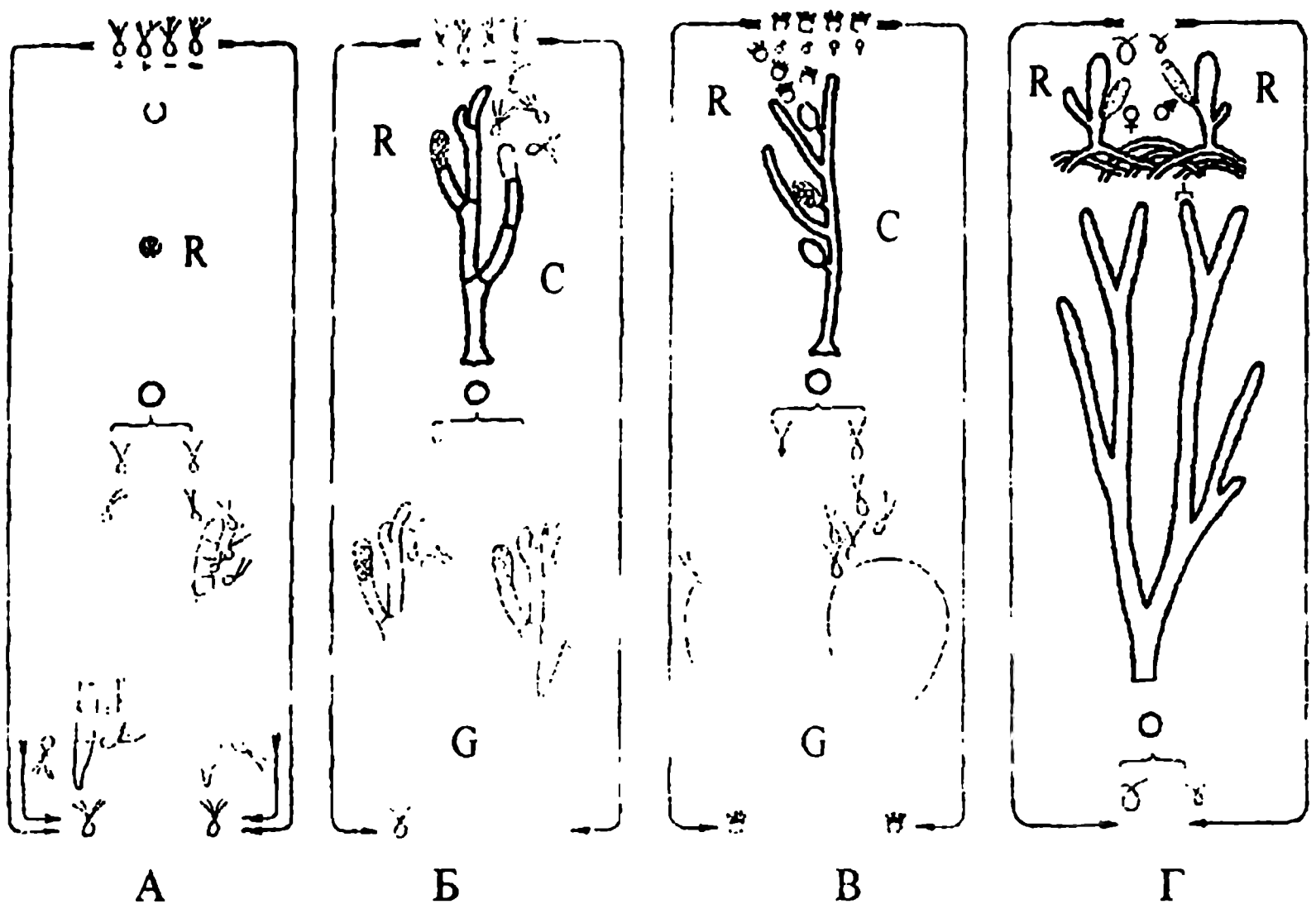


Рис. 31. Зеленые водоросли. Схематическое изображение основных типов циклов развития, смены ядерных фаз и генераций.

А – улотрикс. Б – клатофора. В – дербезия-халицистис. Г – кодиум. Г – гаметофит. С – спорофит. О – зигота. R – редукционное деление (мейоз).

Обыкновенно для зеленых водорослей характерен гаплоидный цикл развития. Диплоидна в этом случае только зигота (рис. 31А). Благодаря перемещению мейоза зигота прорастает в диплоидный вегетативный таллом. Этим самым в жизненный цикл вставляется дополнительная диплоидная фаза, которая завершается мейозом. Смена между гаплоидным гаметофитом и диплоидным спорофитом происходит в гетерофазной смене поколений. Смена поколений может быть изоморфной (ульва, клатофора, рис. 31Б) или гетероморфной (дербезия-халицистис, рис. 31В). Сильно сокращенная гаметофитная генерация ведет к диплоидному циклу (например, кодиум, рис. 31Г, каулерпа, пресноводные виды клатофоры), который есть у немногих видов зеленых водорослей.

Смена поколений не всегда происходит так регулярно, как регулярная смена различных фаз друг за другом. Благодаря бесполому размножению каждая генерация может самостоятель-

но размножаться. Например, улотрикс размножается, как правило, бесполом путем (через зооспоры), в то время как половое размножение исключительно определяют внешние условия.

Зеленые водоросли, несомненно, очень старая группа низших растений. Достоверно известны морские сифоновые водоросли, особенно семейство дазикладиевые, благодаря отложению извести в стенках талломов. Из 120 родов дазикладиевых, которые возникли 500 млн. лет назад, сегодня живут только 10. Известны также и зиготы харовых уже из девона.

Использование зеленых водорослей. Прямое использование зеленых водорослей, по сравнению с бурыми и красными, незначительно. В Западной Сибири нитчатые зеленые водоросли используют для переработки на бумагу или получения изоляционного и строительного материала “альгилита”. С водной поверхности в 1 км² собирают до 1 млн. т биомассы зеленых водорослей. Хлорококковые (хлорелла, сценедесмус) используют в биотехнологии из-за их высокой фотосинтетической производительности и возможности к массовому размножению. Опыты с ними ведутся с целью получения протеина и витаминов для питания человека и кормления животных. Максимальный выход в тропических аквакультурах 5 т за месяц с 1 га. В так называемом “водорослевом реакторе” можно осуществлять биологический газообмен (CO₂ взамен на O₂ при фотосинтезе).

Отдел Hetrocontophyta (=Chrysophyta, Chromophyta) – Разножгутиковые водоросли, или Хромофиты

В этом отделе талломы водорослей весьма разнообразной формы, но ультрамикроскопическая структура клеток очень единообразна. В тоже время в отделе имеются все ступени организации талломов от монадой и ризоподимальной до сифональной. Хромофиты высшей ступени организации имеют анатомически высоко дифференцированные тканевые талломы (например, бурые водоросли).

По окраске таллома – это частично желто-зеленые, но в большинстве, благодаря дополнительным пигментам, желтые, желто-бурые до бурых. Хлоропласты содержат хлорофилл “а” и “с”, бета-каротин и различные ксантофиллы, среди них диа-

до-, диадино-, фукоксантин, гетеро-, и вальериоксантины. Сочетание этих пигментов и обуславливает окраску водорослей.

Дополнительно к двойным мембранам хлоропластов они окружены и мембраной (складкой) эндоплазматического ретикулума. Тиллакоиды располагаются в стопки по три и разделены промежутками. Такое расположение тиллакоидов встречается у эвгленовых и динофитовых водорослей. Непосредственно под внутренней мембраной хлоропласта проходят параллельно к верхней поверхности три периферических тиллакоида, соединенные друг с другом, в так называемый опоясывающий тиллакоид (рис. 33Б). Такой тип строения хлоропласта характерен для всех разножгутиковых или хромофитов.

Имеется иногда глазок (стигма), лежащий около основания жгутиков или внутри хлоропласта.

Запасным полисахаридом является хризоламинарин, отчасти ламинарин и маннит, которые образуются снаружи хлоропластов, часто также в пиреноидах. В пиреноидах возникают и различные масла, часто они откладываются вторично в вакуолях.

Подвижные клетки с разными жгутиками. Они несут длинный вперед направленный бичевидный жгутик с двумя рядами волосков (мастигоном) и вниз направленный – короткий, гладкий (рис. 33А).

Стенка клетки укреплена разнообразными способами благодаря дополнительным защитным слоям.

На основании вышеизложенного М.Шадефо (1960) и Б.Фогтт (1965) объединили Золотистые, Желто-зеленые, Диатомовые и Бурые водоросли в отдел *Chromophyta*. Отдел разделяется на 5 классов.

Класс *Chloromonadophyceae* – Хлоромонадные. Класс объединяет представителей монадой степени организации. Хлоропласты зеленые до желто-зеленых. Запасное вещество только жиры в относительно крупных, 50–100 мкм гранулах. Пиреноидов нет. Под верхней поверхностью клетки лежат трихоцисты. Класс содержит 6 родов и 10 видов, распространенных только в пресных водах.

Класс *Xanthophyceae* – Ксантофиты, или Желто-зеленые. Класс объединяет водоросли от амсбонидной до сифональной

и трихальной ступеней организации талломов. Хлоропласты содержат ксантофиллы, фукоксантин, вальериоксантин, диавто- и диадиноксантин.

Запасным веществом является хризоламинарин и масла. Жгутиковые клетки несут 2 неодинаковой длины жгутика, расположенные несколько сбоку, а не с апикальной части клетки. Несмотря на зеленую окраску они обнаруживают значительное сходство с другими классами хромофитов. У них нет хлорофилла "b", жгутики иного строения, чем у зеленых водорослей. Отличаются они от зеленых водорослей и строением хлоропласта.

У многих форм клеточная стенка состоит из 2-х частей, охватывающих друг друга. Она сформирована в основном из целлюлозных микрофибрилл и часто пропитана кремнеземом. Отдельные клетки образуют эндогенные цисты, стенки их также пропитаны кремнеземом. Цисты имеют форму коробки с крылом и дном.

Многие желто-зеленые водоросли размножаются только вегетативно. Только в роде вошерия (*Vaucheria*) известно половое размножение с гаплоидным жизненным циклом.

В классе около 400 видов и 40 родов, распространенных преимущественно в пресных водоемах, отчасти в морях, редко на влажной почве.

По ступеням организации выделяют 4 порядка. Монадные формы объединяют в порядок *Heterochloridales* – Гетерохлоридовые (рис. 32А,Б). Порядок *Heterococcales* – Гетерококковые

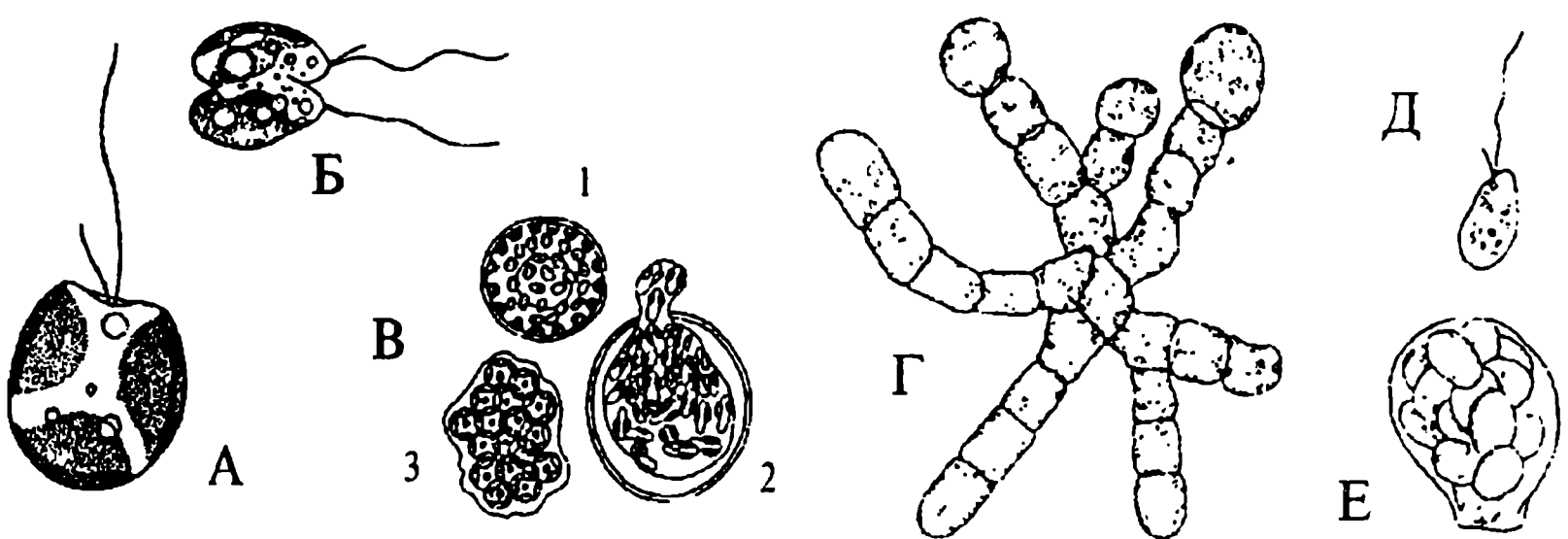


Рис. 32. Гетерохлоридовые.

А – *Chlorocardion pleurochloron*. Б – *Ankylonoton pyrenier*, деление клетки. Гетерококковые: В – *Botrydiopsis*, 1-3 – клетки различного возраста. Г-Е *Capitulariella radians*: Г – таллом с верхушечными зооспорами. Д – зооспорангий. Е – зооспора.

охватывает планктонные и бентосные формы коккоидной ступени организации (рис. 32И,Г), обычно с клеточными стенками. **Порядок Heterotrichales – Гетеротриховые** объединяет нитчатые формы, распространенные в пресных водоемах и на влажной почве. Типичный представитель трибонема (*Tribonema*). Виды этого рода с неразветвленными нитями, клетки нити имеют Н-образную форму (рис. 33В).

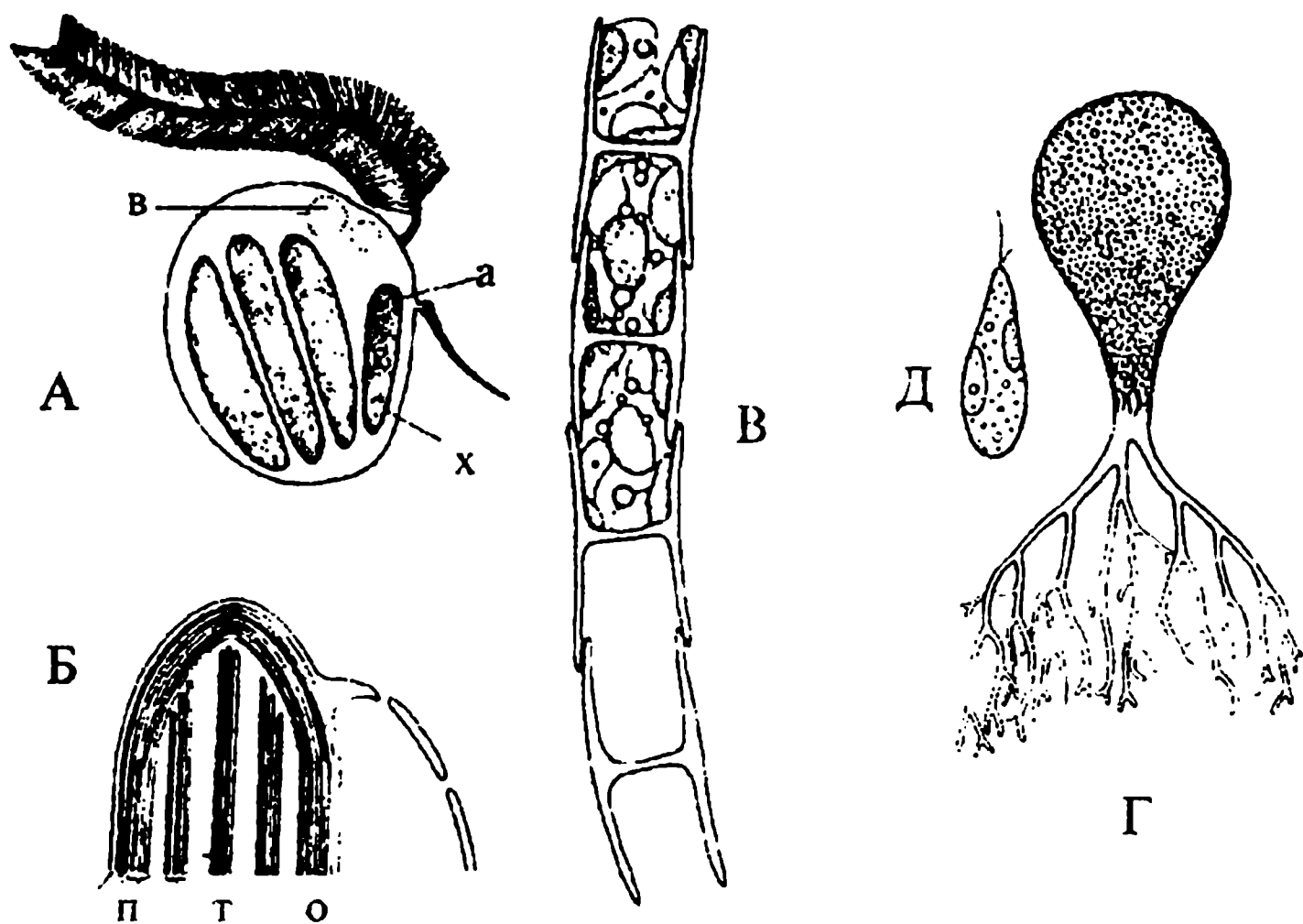


Рис. 33. Гетеросифоновые

А – разножгутиковая зооспора трибонемы. Б – хлоропласт бумилерии (*Bumilleria*). В – участок нити с характерной Н-образной формой клеточной стенки у трибонемы; а – стигма, в – сократительная вакуоль, х – хлоропласт, п – покров из эндоплазматического ретикулума, о – опоясывающая ламелла из трех тиллакоидов, т – пачки тиллакоидов по 3 в каждой. Г – *Botrydium granulatum* – внешний вид растения. Д – зооспора.

Порядок Heterosiphonales – Гетеросифоновые. Объединяет пузыревидные или шланговидные формы, сифональной ступени организации, живущие в пресных водоемах или на влажной почве. Пузыревидная форма ботридиум (*Botrydium*, рис. 33Г) – крупная клетка до 2 мм с ризоидами. Пузырь ботридиума содержит постенную цитоплазму с многочисленными ядрами многими дисковидными хлоропластами. Стенка клетки состоит из пектиновых фракций и целлюлозы. Когда ботридиум

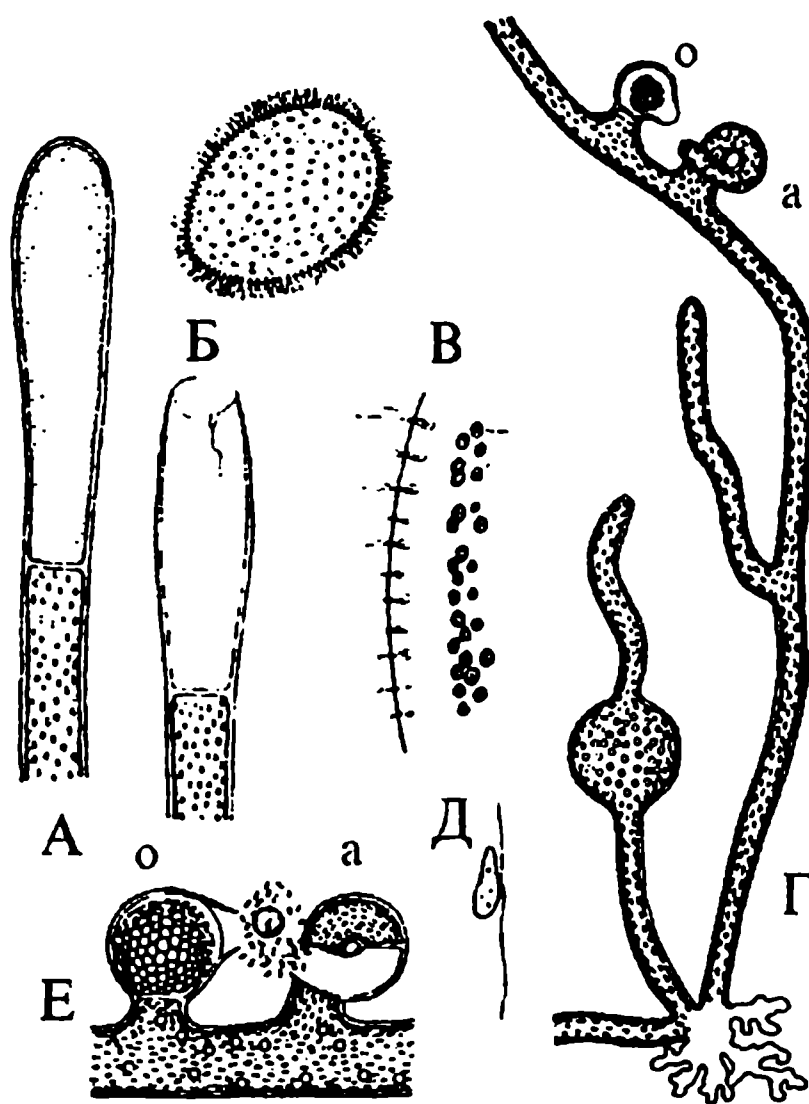
покрывается водой, образуются многочисленные зооспоры. Зооспоры расселяются по воде, оседают на подсыхающий субстрат и развиваются в новые растения. При высыхании образуются многоядерные цисты, которые переходят в ризоиды.

Из гетеросифоновых широко распространен род вошерия (*Vaucheria*, рис. 34). Ее виды живут в пресных водоемах или на влажной почве, прикрепляясь пучком ризоидов. Нити без поперечных перегородок с многочисленными ядрами и хлоропластами. Стенка клетки у многих видов инкрустирована известью.

При бесполом размножении в верхней части боковой ветви, отделяющейся поперечной перегородкой, формируется крупная зооспора (рис. 34Б). Ее наружная поверхность с многочисленными, различной длины жгутиками, которые двигаются синхронно. Во внутреннем бесцветном пространстве этой зооспоры в основании каждой пары жгутиков лежат 2 блефаропласта и чешуевидной формы ядро. Это образование соответствует комплексу зооспор и представляет собой "синзооспору" (рис. 34В).

Рис. 34. Вошерия.
А-В – *Vaucheria repens*,
Г-Е – *V. sessilis*.

А – строение спорангия. Б – выход из спорангия синзооспоры. В – строение края синзооспоры. Г – возникновение из синзооспоры растения с ризоидами и гаметангиями. Е – участок таллома с гаметангиями. Д – сперматозоид; а – антеридий (сперматогоний), о – оогоний, х – хлоропласт.



Половой процесс оогамный. Оогонии и антеридии возникают на нитях таллома как боковые выросты, отделяющиеся от таллома поперечной перегородкой (рис. 34Е). Оогоний со-

держит многочисленные ядра, но потом остается одно, остальные гибнут вместе с частью хлоропластов. Остатки хлоропластов, масляных телец и яйцеклетка опускаются на дно оогония. Из ножки оогония выступает капелька бесцветной плазмы, привлекающая сперматозоиды. Многоядерные сперматогонии часто загибаются роговидно. В них формируются сперматозоиды с разными жгутиками (рис. 34 Д). Один из них проникает в оогоний и оплодотворяет яйцеклетку. После оплодотворения, возникшая зигота заполняется маслом, стенка ее становится многослойной и она проходит период покоя (цисто-зигота). После мейоза она прорастает в новый гаплоидный таллом.

КЛАСС CHRYSOPHYCEAE – ХРИЗОФИТОВЫЕ, ИЛИ ЗОЛОТИСТЫЕ ВОДОРОСЛИ

В этом классе имеются водоросли от амебоидной до тканевой ступени организации. Но в большинстве – монадные, одноклеточные, отчасти колониальные. Редко представители амебоидной – ризохлорис (*Rhizochloris*), капсальной – хризоскапса (*Chrysocapsa*), коккоидной – хризосфера (*Chrysosphaera*), трихальной – феотамнион (*Phaeothamnion*) и тканевой – таллохризис (*Thallochrysis*) ступеней организации.

По окраске – большинство золотисто-бурые до бурых. Окраску определяет фукоксантин. Запасным веществом является хризоламинарин, в особых вакуолях накапливаются масла. У отдельных видов наружная поверхность клетки покрыта кремневыми чешуйками (рис. 36А). Половой процесс у некоторых видов проходит в форме изогамии.

Класс содержит 200 родов и около 1000 видов, обитающих в большинстве в пресных водах, редко солоноватых. Пресноводные формы предпочитают светлые, прохладные водоемы.

По способу питания большинство – фотоавтотрофы, отчасти есть гетеротрофы и даже фаготрофы.

По ступеням морфологической организации выделяют 4 порядка.

Порядок Chrysomonadales – Хризомонадные. Объединяет золотисто-бурые, одноклеточные, колониальные монадные фор-

мы (табл. 4A₁, G₁). Большинство родов образуют внутри клетки эндогенные цисты с кремневой стенкой, закрытые пробкой (рис. 35Д).

В планктоне пресных вод часто уроглена (*Uroglena*) и синура (*Synura*, рис. 35Е, Ж) образуют многочисленные клетки в виде лучей, расположенные в шаровидных ценобиях. У синуры клетки покрыты кремневыми чешуйками. В пресных водах и морях часто встречается динобрион (*Dinobrion*, рис. 35З), создающий в своих вытянутых клетках целлюлозные домики.

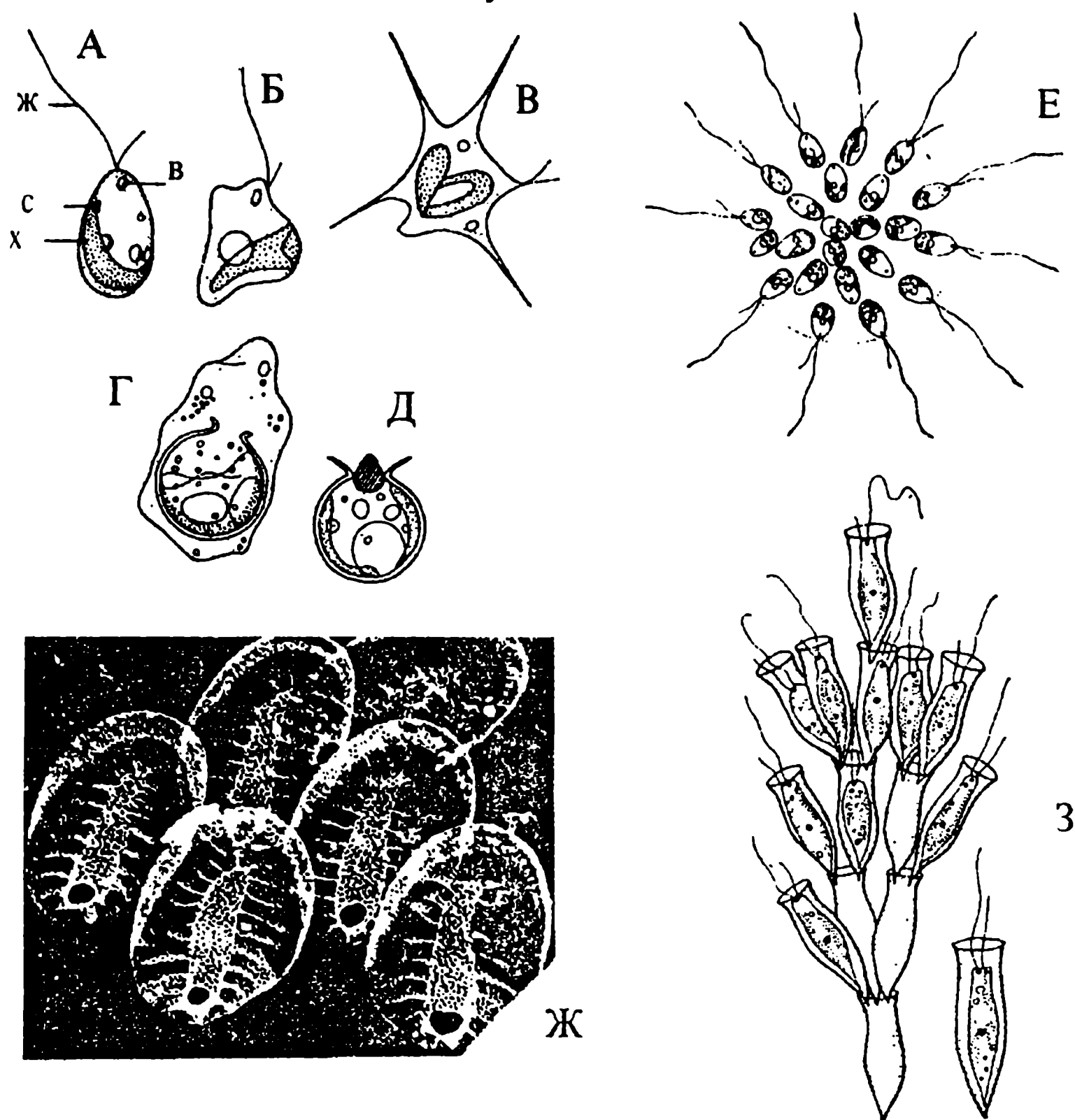


Рис. 35. Хризомонадные.

А-Д род *Ochromonas* Охромонас, переход от нормальной формы с двумя жгутиками к амёбоидной с псевдоподиями. Г образование цисты. Д циста закрыта пробкой; в вакуоль, ж жгутики, с стигма, х хлоропласт. Е *Uroglena americana*. Ж *Synura glabra*, видны кремневые чешуи. З *Dinobrion sertularia*.

Продольно вытянутые клетки прикрепляются внутри бокаловидных целлюлозных домиков при помощи сократительных стебельков. Из широкого устья домика выставляется два жгутика неравной длины. При размножении дочерние клетки выползают из домика, прикрепляются к его поверхности и вырабатывают новый домик. Так образуются нежные, древовидной формы колонии. Половой процесс хологамия.

В планктоне прудов встречаются виды рода охромонас (*Ochromonas*) в виде округлой или овальной клетки, одетой перипластом и способной образовывать псевдоподии (рис. 35А,В, табл. 4, В₁-С₁). Среди представителей порядка встречаются гетеротрофы. Они питаются детритом и бактериями.

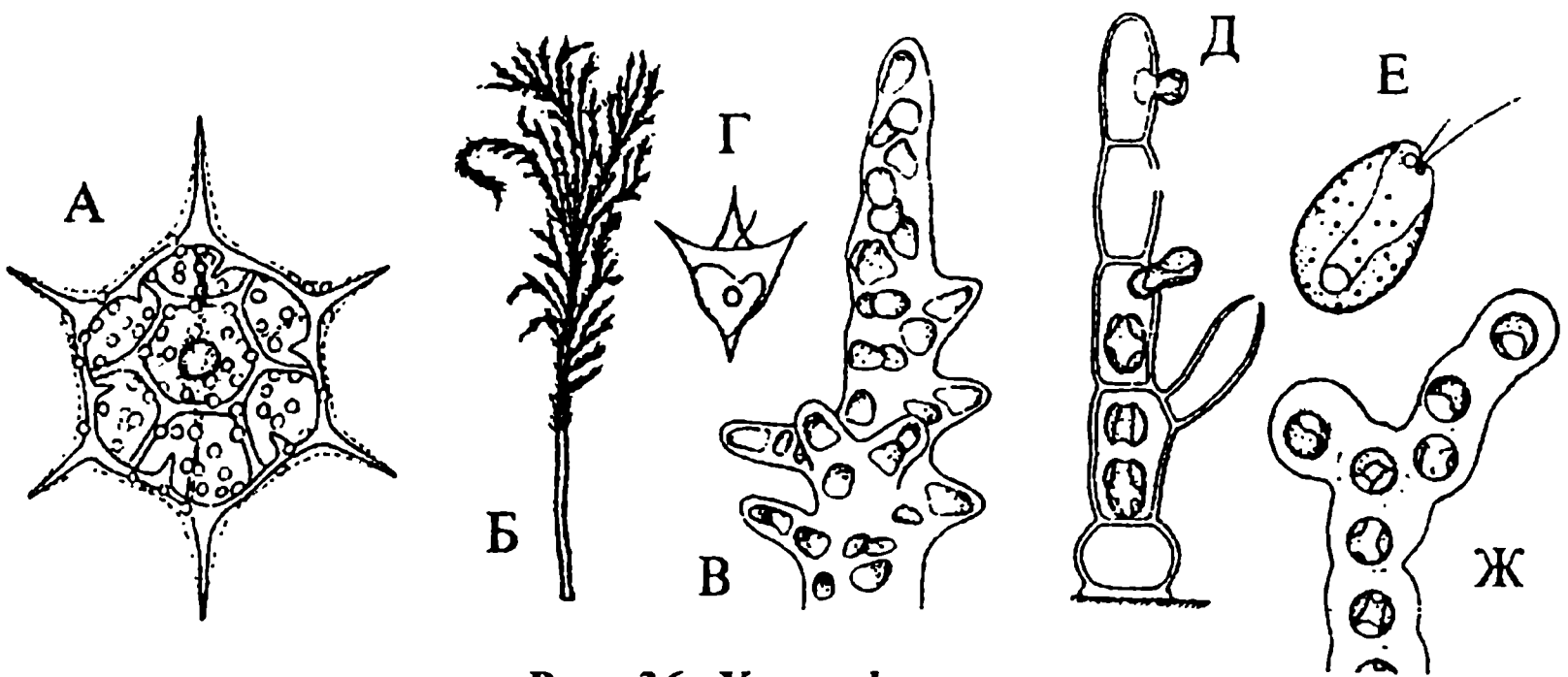


Рис. 36. Хризифитовые.

А – род Дистефанус, хлоропласты находятся снаружи кремневого скелета в эктоплазме; жгутики удалены. Б-В – род Гидрурус: Б – молодое растение, В – верхушка ветви, Г – зооспора. Д-Ж – род Феотамнион: Д – таллом со спорообразованием, Е – зооспора, Ж – палмеллевидная стадия.

Порядок Dictyochales – Диктиоховые. Представители порядка распространены только в морях. Их иногда объединяют в подкласс силикофлагелляты или кремневые жгутиконосцы. Виды этого порядка образуют внутри клетки изящный кремневый скелет (например, дистефанус – *Distephanus*, рис. 36А). Ископаемые остатки их известны из среднего мела.

Порядок Chrysocapsales – Хризокансовые. У этой группы клетки в вегетативном состоянии неподвижны, капсальной ступени организации. Типичный представитель – род гидрурус (*Hydrurus*). Гидрурус имеет вид слизистых рыжевато-желтых

кустиков (рис. 36Б). Живет в быстро текущих холодных родниковых или чистых талых водах. В холодных горных ручьях можно часто видеть кустистые талломы гидруруса. Колонии моховидного облика, длиной до 30 см. В них можно различать ствол и боковые ветви. Рост колонии идет за счет верхушечных клеток. Водоросль выделяет слизь, издающую неприятный запах.

Порядок Chrysotrichales – Хризотриховые. Объединяет нитчатые, иногда пластинчатые формы. Обитают в пресных, реже солоноватых водах. Типичный представитель пресных вод род феотамнион (*Phaeothamnion*). Встречаются как бентосные, так и эпифитные формы (рис. 36Д). Таллом имеет вид ветвящихся кустиков. Бесполое размножение с помощью зооспор.

КЛАСС BACILLARIOPHYCEAE (Diatomeae) – ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ

Впервые о существовании диатомовых водорослей стало известно в начале XVII века, когда был изобретен микроскоп. Первое название диатомей – бацилляриевые. Научно был описан род, имеющий форму палочек, отсюда и название бацилляриевые. В настоящее время известно около 6000 видов и 200 родов разнообразной формы (рис. 40).

Во некоторых системах диатомовые водоросли выделяют в самостоятельный отдел **Bacillariophyta (Diatomophyta)**.

Диатомовые водоросли – одноклеточные, реже колониальные, микроскопические, диплоидные организмы, коккоидной ступени организации. Размер клеток от 4 до 2000 мкм. Только электронный сканирующий микроскоп позволил детально выявить строение клетки. Несмотря на разнообразие форм им присущи общие черты в строении клетки. К наружному слою протопласта плотно примыкает панцирь из кремнезема, сформированный протопластом клетки. Панцирь состоит из двух створок (половинок), надевающихся как крышка на коробку (рис. 37Б,В). Каждая створка состоит из донышка и спаянного с ней пояскового кольца. Большая створка – эпитека, охватывает своим поясковым кольцом поясковое кольцо меньшей створки – гипотеки. Этот тонкий двухстворчатый панцирь

образован опаловым кремнеземом ($\text{SiO}_2 \cdot x\text{H}_2\text{O}$). Электронная микроскопия показала, что тонкие линии на поверхности панцирей образованы большим числом мельчайших впадин, различной формы пор и канальцев, связывающих живой протопласт с внешней средой. Эти отверстия – ареолы (0,01 мкм в диаметре) занимают 60–75% поверхности панциря. На внешней стороне панциря имеется ряд мельчайших выростов в форме гребеночек, утолщений, шипиков и т.д. Тонкий орнамент на поверхности панциря диатомей используют для их определения, а также для настройки оптических приборов.

Форма створок различная: эллиптическая, шаровидная, прямоугольная, треугольная и т.д. Форма клетки изменяется в зависимости от того створкой или пояском обращена она к наблюдателю (рис. 37А,Б). Для створок панциря у многих диатомей характерны так называемые “швы” и “узелки”. В типичном случае на створке бывает три утолщения – узелка: два

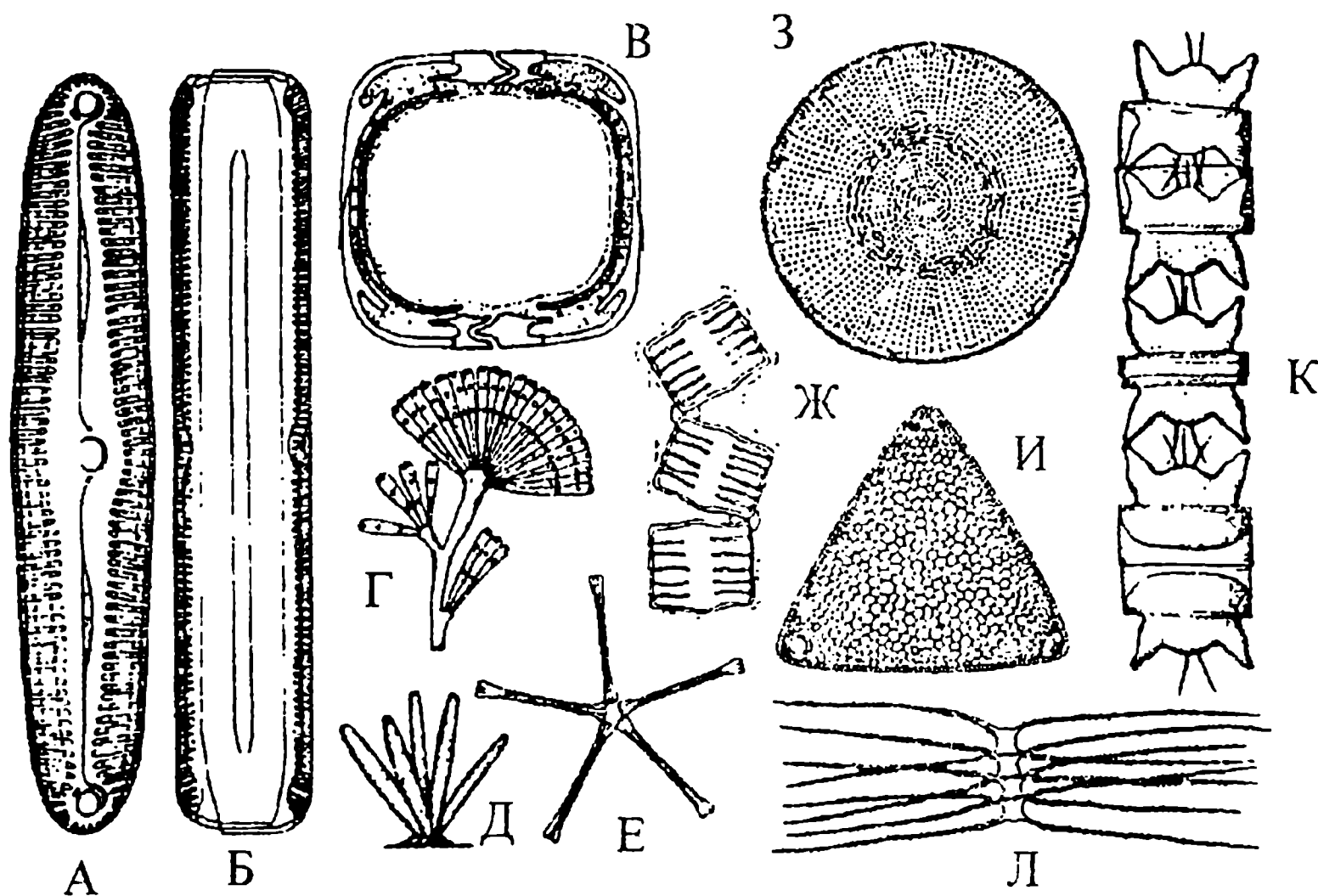


Рис. 37. Диатомовые водоросли.

А-Ж порядок пеннаты: А-В *Pinnularia viridis* А вид со створки, видны узелки и шов. Б вид с пояска. В – поперечный разрез. Г *Licomorpha flabellata*. Д – *Synedra gracilis*. Е – *Asterionella formosa* Ж *Tabularia flocculosa*. З-Л порядок центрические: З *Coscinodiscus pantocseri*. И *Triceratium distinctum*. К – *Biddulphia aurita*. Л – *Chaetocera castracanei*.

полярных и один центральный. Шов представляет собой удлиненную щель, расположенную между полярными и центральным узелками (рис. 37А). Описанный тип шва называют простым. Щель его открывается наружу и вовнутрь клетки. У некоторых видов шов имеется только на одной створке. У других диатомей имеется сложный каналовидный шов. Он расположен в складке и сообщается с внешней средой узкой щелью, а с полостью клетки – крупными порами, расположенными на его внутренней стороне. Такой шов может быть расположен на середине створки или смещен на ее край.

Диатомеи, имеющие шов, способны активно двигаться по субстрату. Движение связано с выделением веществ через шов. Водоросль движется в ответ на внешние раздражения: свет, тепло или химические вещества, с помощью сократительных пучков фибрилл, которые возникают из обезвоженных кристаллических тел. Эти тела формируются в клетке и попадают в область резервуаров вблизи пор шва. Из резервуаров они выбрасываются в поры. В порах, поглощая воду, они набухают и превращаются в скрученные фибриллы. Фибриллы движутся вдоль шва пока не соприкоснутся с каким-либо субстратом. Тут же прилипают к любому субстрату и затем сокращаются. Если объект, к которому прикрепилась фибрилла, крупный, то диатомея притягивается к нему, оставляя след слизистого вещества. Если объект мал, он перемещается вдоль шва, а диатомея остается на месте. Диатомеи передвигаются на ограниченное расстояние, так как запас кристаллических тел лимитирован в каждый момент времени. Обычно же диатомеи пассивно переносятся токами воды.

Протопласт клетки. Цитоплазма занимает постенное положение, центральную часть клетки занимает вакуоля. Диплоидное ядро расположено в центре клетки на цитоплазматических тяжках. Хлоропласты различной формы, желтые или желто-бурые, содержат хлорофилл “а” и “с” а также фукоксантин, который маскирует зеленую окраску хлорофилла. Запасное вещество – хризоламинарин, откладывается во внешней части пластид. Масло скапливается в специальных масляных вакуолях.

Диатомовые водоросли размножаются вегетативно, путем

продольного деления клетки: При этом, масса протопласта увеличивается, вследствие чего обе створки панциря отходят друг от друга. Ядро митотически делится, затем протопласт разделяется пополам параллельно створкам. Каждый новый протопласт наследует одну створку панциря, а вторую формирует заново. Обе дочерние клетки достраивают гипотеку, т.е. меньшую створку. Так как панцирь не способен увеличиваться в размерах, то при каждом делении одна из дочерних клеток равна материнской, а другая становится меньшей по размеру. Размер клетки может уменьшаться до 30%. Уменьшению размеров клетки препятствует половое размножение. Жизненный цикл у диатомей – диплоидный. Мейоз происходит только при формировании гамет

Систематика. По структуре панциря диатомовые водоросли делятся на два порядка.

Порядок Centrales – Центрические. В порядок объединены диатомеи с радиально-симметричным панцирем (рис. 37 З,И). Форма панциря округлая, треугольная, квадратная и т.д. В любом случае можно провести более двух плоскостей симметрии. Шва нет. На внешней стороне створок имеются различные выросты.

Цикл воспроизведения можно рассмотреть на примере рода мелозира (*Melosira*). Коротко-цилиндрические клетки мелозиры образуют колонии в форме нитей (рис. 38).

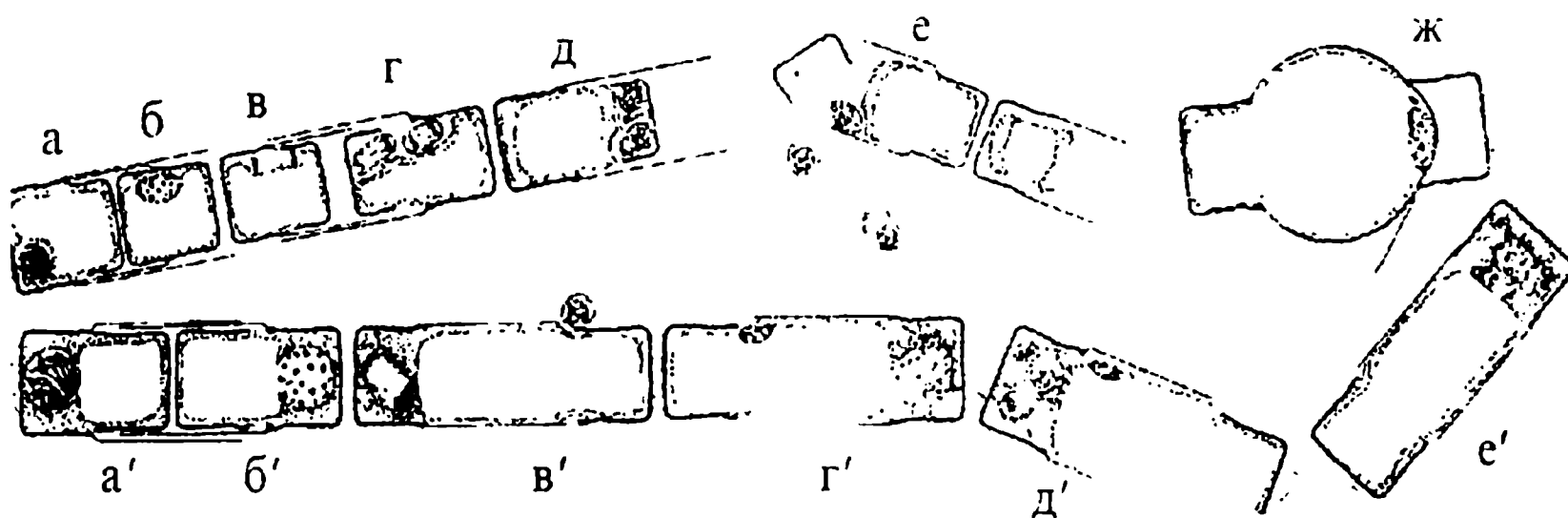


Рис. 38. Схема цикла развития центрических диатомей на примере *Melosira varians*:

а-ж – мужские, а'-д' – женские участки нитевидной колонии: а-д и а'-д' – мейоз; е – выход сперматозонидов, мужское ядро в оогонии, е' – оплодотворение, ж – ауксозингота.

Обычно в клетках центрических диатомей происходит половая детерминация. В мужских детерминированных клетках возникает 4 одножгутиковых сперматозоида. Другие, более крупные клетки, становятся оогониями. В них формируется по одной яйцеклетке. При формировании сперматозоидов и яйцеклеток происходит мейотическое деление ядра. Сперматозоиды подплывают к яйцеклеткам. После оплодотворения внутри или снаружи оогония образуются зиготы с пектиновым покровом. Они растут, увеличиваются в размерах, через растяжение стенки, в 2–4 раза по сравнению с исходной клеткой и возникает ауксозигота. В случае когда зигота находится внутри старых створок, они раздвигаются и внутри зиготы формируются новые створки. Возникает новая, диплоидная клетка, имеющая размер первоначальных материнских клеток. Из нее потом при вегетативном размножении возникают дочерние диплоидные клетки.

При образовании гамет наблюдается и отклонение от типичного модуса. Так, из 4 ядер, возникающих в оогонии, 2 или 3 гибнут, а одно оставшееся превращается в яйцеклетку. При формировании сперматозоидов гаметангии (спермотангии) возникают прямо из вегетативных клеток.

Центрические диатомеи живут преимущественно в морях и образуют значительную часть планктона, занимая первое место по первичной продукции в Мировом океане. Многие из них имеют особые выросты для парения в толще воды (рис. 37Л), или цепочки, другие объединены благодаря слизи (рис. 37Е,Ж). Многочисленные виды родов косцинодискус и трицератиум, хетоцерос (рис. 37, 3,И,Л) распространены только в морях. Виды рода мелозира распространены в планктоне и бентосе пресных и соленых водоемов.

Порядок Pennales – Пеннатные. Объединяет одноклеточные и колониальные водоросли, как правило с билатеральной симметрией клетки. Клетки линейные или ланцетовидные, реже эллиптические или булавовидные (рис. 37А-Е). Ареолы располагаются симметрично, параллельными рядами, формируя перистую структуру панциря. Среди них есть подвижные (со швом) и неподвижные (бесшовные) формы. Подвижные формы имеют щелевидный или каналовидный шов.

Половое размножение пеннатных отличается от “нормального типа” центрических. Жгутиковых гамет нет. Изогамный половой процесс напоминает конъюгацию у десмидиевых водорослей (единичное исключение род рабдонема (*Rhabdonema*) с оогамией, но мужские гаметы без жгутиков). При половом размножении две вегетативных клетки сближаются и покрываются слоем студенистой массы (рис. 39). Ядро каждой делится мейотически на 4 гаплоидных ядра, из которых по 2 дегенерируют. Эпитека и гипотека при этом отходят друг от друга. Через возникшую щель гаметы выходят и копулируют друг с другом.

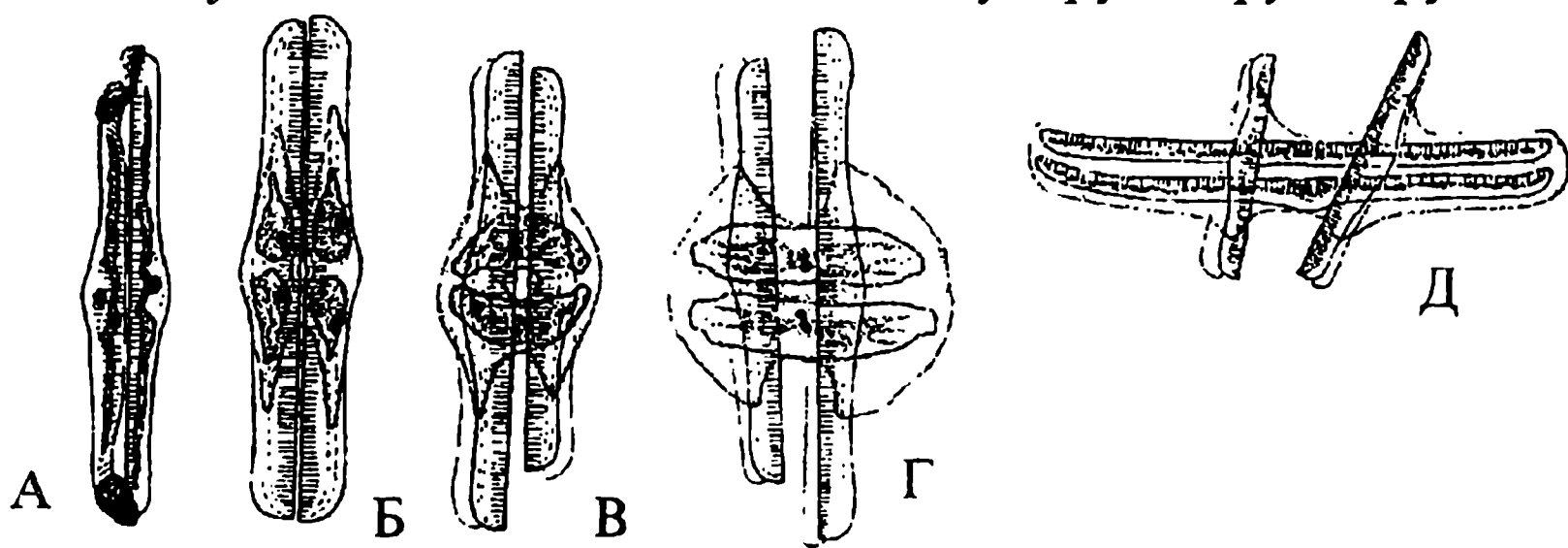


Рис. 39. Цикл развития пеннатных диатомей.

А – две клетки объединены слоем слизи. Б – деление ядра материнской клетки (дегенерирующие ядра уже растворены). В – образование зигот после слияния гамет. Г – растягивание ауксозигот. Д – заключительная стадия и образование новых створок.

Так возникает 2 зиготы, которые прорастают в ауксозиготы. Каждая растет, формирует новые створки и образует новую клетку во много раз больше размера исходной клетки.

От этого нормального типа встречаются многочисленные отклонения. Например, образование гамет идет только в родительской клетке, или копуляция двух гамет в самой материнской клетке.

Большинство подвижных пеннатных диатомей живут в бентосе пресных водоемах и морях. Встречаются как эпифиты на высших водных растениях, почве, реже – в планктоне.

Различные представители порядка отличаются в основном степенью развития шва (от бесшовных до обладающих каналовидным швом).

Характерным представителем бесшовных форм являются рода табеллярия (рис. 37Ж) и фрагилярия (*Fragilaria*). Виды этих родов образуют колонии в форме лент или зигзагообразных цепочек. Последние образуются за счет соединения клеток углами. Астерианелла имеет вид звезды. Типичные представители двушовных – пиннулярия (рис. 37А) и навикула (*Navicula*) (рис. 40W,Y). Со створки пиннулярия имеет вид вытянутого эллипса, а со стороны пояска – прямоугольника. На створке виден шов в виде тонкой, слабо изогнутой линии. На концах клетки и в середине имеются узелки. Края створки имеют рисунок из параллельных ребрышек, не достигающих до линии шва. Пиннулярии встречаются преимущественно на дне пресных водоемов или как эпифиты на водных растениях. Виды рода навикула (рис. 40W) лодочкообразной формы. Известно около 500 видов. Распространены в пресных водах и морях. S-образные формы плевросигмы (*Pleurosigma*) с очень сложной структурой панциря как тест-объект (рис. 40N) используется для испытания объективов микроскопов.

Виды рода ницшия (рис. 40Е) имеют каналовидный шов. Род включает несколько сотен видов, распространенных в пресных и морских водоемах. Некоторые виды являются индикаторами загрязненности водоемов.

Филогения. Центрические диатомеи со жгутиковыми стадиями в цикле развития возникли раньше пеннатных. Предками диатомовых водорослей могут быть водоросли типа хризомонадных, клетки которых несут чешуи из кремнезема. Диатомеи по существу остались на коккоидной ступени организации.

Древнейшие центрические диатомеи известны из юрского периода. Расцвет их наблюдается в меловом периоде. В верхнем мелу появились пеннатные. В палеогене появляются пеннатные с простым швом, а позднее с каналовидным. Одновременно с появлением шва происходило и освоение нового биотона – дна водоема. В четвертичном периоде наблюдается массовое развитие пеннатных. Вместе с развитием пеннатных шла эволюция и центрических диатомей, у которых развивались разнообразные приспособления к планктонному образу жизни.

Роль в природе и практическое значение. Диатомеи являются

осадконакопителями. Непрерывно отмирая скелеты их падают на дно, образуя в морях и озерах диатомовые илы и осадочные горные породы – опоки, трепела, мергели. За 1000 лет формируется слой толщиной в 1,5 см. Мощные залежи диатомовых илов известны с палеогена и четвертичного периодов. Диатомовый ил – мелкозернистый порошок, используется как абразивный материал для полировки, а также фильтрации и выделения различных веществ. В 1 см³ диатомового ила содержится около 4,6 млн. панцирей. Отложения диатомового ила достигают мощности до 900 м.

Диатомовые водоросли широко используются в исторической геологии для определения возраста осадочных горных пород и условий среды, в которых происходило их образование (в стратиграфии и палеогеографии).

В морских экосистемах планктонные диатомеи образуют основную массу фитопланктона и являются начальным звеном в пищевой цепи. Их поедают различные беспозвоночные животные, которых пожирают рыбы. Диатомеи являются ценной пищей для мальков сельди, сардины, трески, хамсы и т.д.

В морских бухтах и озерах, загрязненных органическими веществами, диатомеи деятельно участвуют в процессах естественного самоочищения воды. Некоторые виды служат хорошими индикаторами загрязнения воды различными стоками и органическими соединениями. Их используют при оценке санитарного состояния пресных водоемов и прибрежных морских вод.

КЛАСС RHAEORHUSAE – БУРЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

Бурые водоросли очень разнообразны по форме и размерам талломов. Их облик (габитус) варьирует от мелких нитчатых, гетеротрихальных до многослойных, крупных (иногда до 85 м), тканевой ступени организации талломов (рис. 41). Внешне таллом разделен на листовидную (филлоид), стеблевидную (каулоид) и ризоидальную части. Эти части напоминают по облику листья, стебли и корни высших листостебельных растений. Монадные и коккоидные ступени органи-

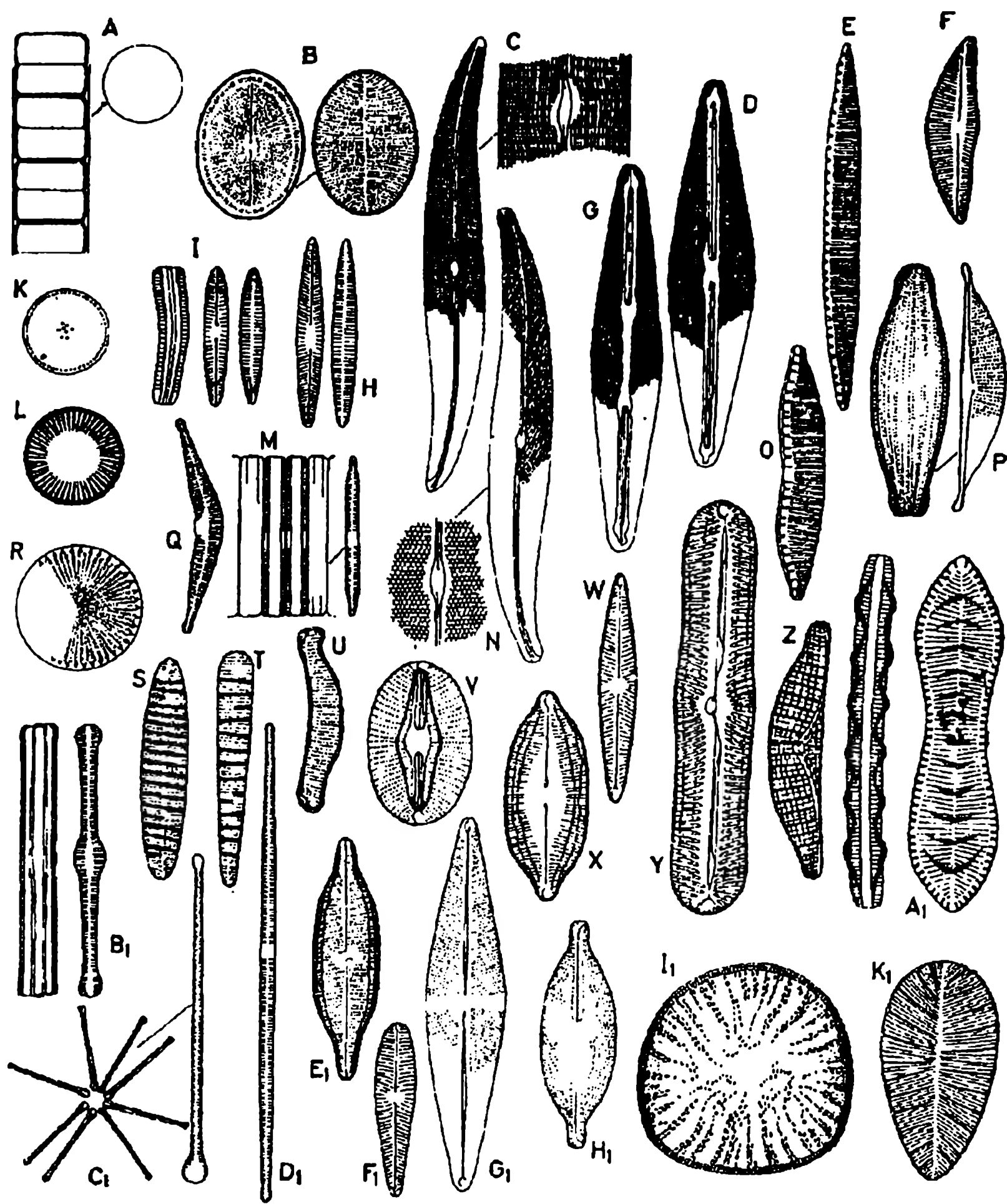


Рис. 40. Диатомовые водоросли

A - Melosira, B - Cocconeis, C - Gyrosigma, D - Frustulia, E - Nitzschia, F - Cymbella, G - Amphipleura, H - Achnanthes, I - Rhoicophenia, K - Thalassiosira, L - Cyclotella, M - Fragilaria, N - Pleurosigma, O - Hantzschia, P - Amphora, Q - Ceratoneis, R - Stephanodiscus, S - Diatoma, T - Meridion, U - Eunotia, V - Diploneis, W - Navicula, X - Caloneis, Y - Pinnularia, Z - Epithemia, A₁ - Cymatopleura, B₁ - Tabellaria, C₁ - Asterionella, D₁ - Synedra, E₁ - Neidium, F₁ - Gomphonema, G₁ - Stauroneis, H₁ - Anomoeoneis, I₁ - Campylodiscus, K₁ - Surirella.

зации среди бурых не встречаются. По продолжительности жизни – это многолетние, реже однолетние растения.

Стенка клетки состоит из прочной и слизистой фракций. Первая состоит из целлюлозных фибрилл. Наружная, слизистая, фракция состоит из альгина и фукоидана. Цитоплазма заполняет всю полость клетки. Вакуоль небольшая, имеются мелкие пузырьки – физоиды, содержащие танины. Хлоропласты, называемые феопластами, имеют типичное для хромофитов строение. Кроме двух мембран они окружены еще мембраной эндоплазматического ретикулума. Под внутренней мембраной хлоропласта проходит опоясывающий тиллакоид. Бурого цвета хлоропласты содержат наряду с характерными для всего отдела ассимиляционными пигментами: хлорофиллы “а” и “с”, дополнительный пигмент фукоксантин, маскирующий зеленую окраску хлорофиллов. Имеются и другие пигменты: бета-каротин, диатоксантин и зеаксантин.

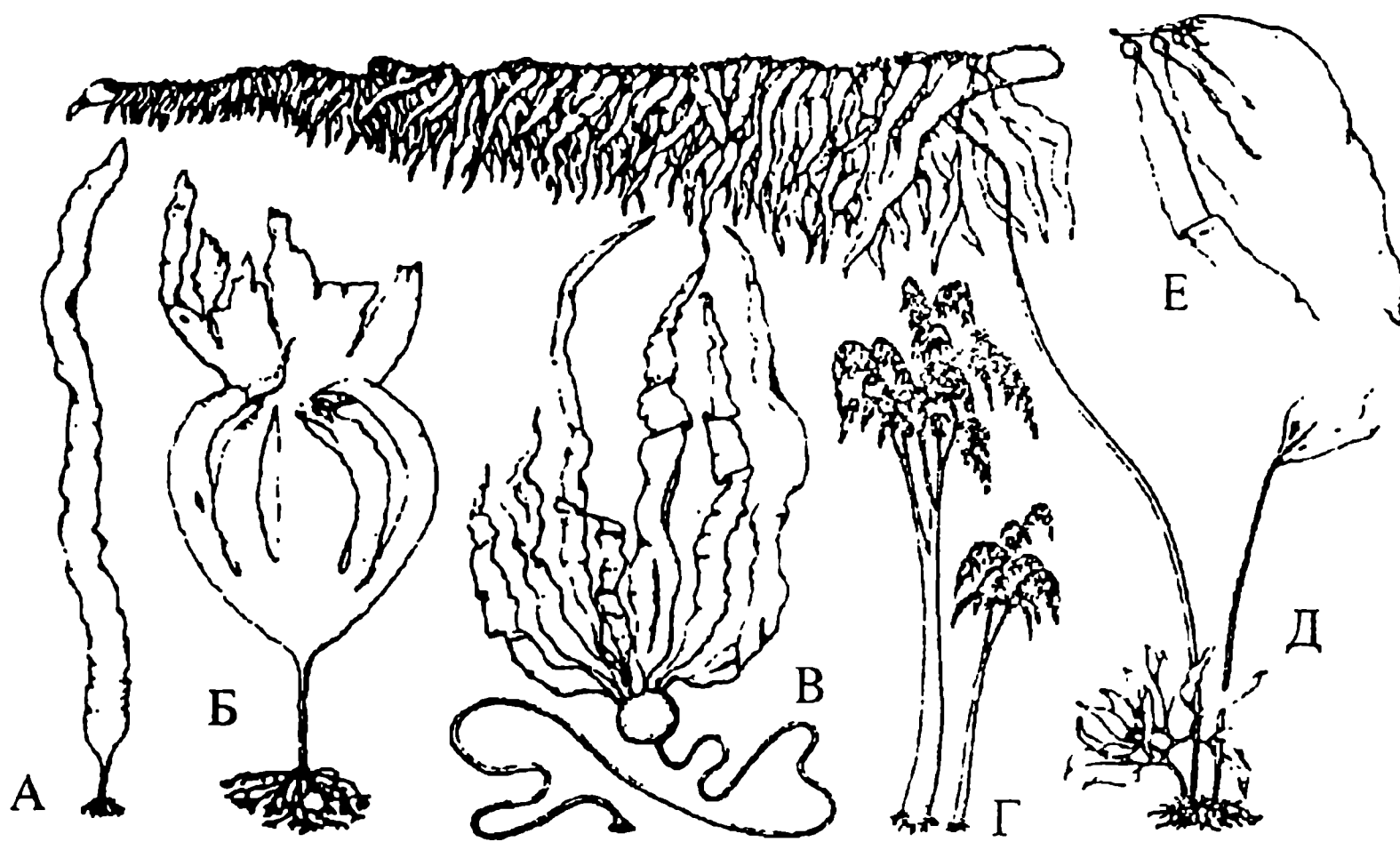


Рис. 41. Бурые водоросли. Порядок ламинариевые.

А *Laminaria saccharina*. Б *Laminaria hyperborea*, вверху с остатком прошлогоднего таллома. В – *Nereocystis luetkeana*. Г – *Lessonia flavicans*. Д – *Macrocystis pyrifera*. Е – верх таллома макроцистис.

Важнейшим запасным веществом является полисахарид хризоламинарин, который откладывается в цитоплазме. Наряду с ним имеются также сахарный спирт маннит и масла. В

клетках накапливается КJ – до 0,3 % от сырого веса таллома.

Вегетативное размножение может происходить участками таллома. Жгутиковые стадии (зооспоры и гаметы) несут на грушевидной или веретеновидной форме тела 2 жгутика неодинаковой длины. Передний жгутик длинный с мастигонемами (мерцательными волокнами). Жгутик в основании взбухает и взбухшая часть действует как фоторецептор. Задний жгутик короткий. Вблизи жгутиков лежит красно-бурый глазок (стигма).

Мейозозоспоры образуются в однокамерных (унилокулярных) спорангиях, а гаметы, как правило, в многокамерных (плюрилокулярных) гаметангиях. Половой процесс протекает в форме изо-, анизо- и оогамии. Жизненный цикл завершается сменой поколений. Гетерофазная смена поколений может быть изоморфной, гетероморфной или экстремально гетероморфной, когда не образуется гаплоидный гаметофит.

Распространение и образ жизни. Примерно 2000 видов бурых водорослей объединены в 250 родов, обитающих в морях, особенно в умеренных и холодных. В пресных водах встречается только 5 родов с небольшим числом видов. Бурые водоросли бентосные организмы, живут, прочно прикрепившись на скалах, камнях.

В приливно-отливной зоне они образуют пышную растительность с характерной зональностью видов. На побережье Тихого океана у Южной Америки образуют удивительные подводные леса многолетние бурые водоросли *нереоцистис*, *лессония*, *макроцистис* (рис. 41).

Очень широко распространены и мелкие бурые водоросли нитчатой, веерной или дисковидной, пластинчатой формы на камнях, раковинах моллюсков и эпифитно на крупных водорослях.

Систематика. В классе 11 порядков, из них 6 не имеют большого значения, поэтому ограничимся только их перечислением: **Хордаривые** (*Chordariales*), с талломами в форме нити; **Десмарестиевые** (*Desmarestiales*), нити формируют псевдопаренхимную кору; цикл развития с гетероморфной сменой поколений; **Сцитосифоновые** (*Scytosiphonales*) имеют псевдопа-

ренхиматический таллом в форме корки; Диктисифоновые (*Dictysiphonales*) имеют паренхиматический таллом. Порядки *Sphaerales*, *Sphacelariales* сходны по строению с эктокарпусовыми. Рассмотрим наиболее широко распространенные порядки.

Порядок Ectocarpales – Эктокарпусовые. К этому порядку принадлежит большое видов число бурых водорослей. Среди них очень широко распространен род эктокарпус (*Ectocarpus*). Его нежный, ветвящийся, гетеротрихальный таллом имеет вид кустика, по облику похожий на зеленую водоросль кладофору, но нити бурой окраски. Эктокарпус распространен в северных и южных морях. Прикреплен к субстрату стелющимися и прикрепляющимися нитями, от которых отходят прямостоячие, ветвящиеся нити. Таллом в длину достигает нескольких сантиметров, но отдельные виды имеют талломы 30-60 см. Нити нарастают диффузно. Только часть клеток нити может преобразовываться в половые органы. Жизненный цикл в значительной мере с изоморфной или слабо гетероморфной сменной поколений.

Гаметофит эктокарпуса – гаплоидный, в форме кустика из ветвящихся нитей (рис. 42), несет на боковых и конечных участках многокамерные гаметангии, в которых образуются гаметы. Гаметы выходят наружу при растворении внутренней стенки в гаметангии. Хотя половой процесс протекает в форме изогамии, но кроме морфологической изогамии у многих видов эктокарпуса возникает физиологическая анизогамия, при этом одни гаметы становятся неподвижными и сбрасывают жгутики. Это женские гаметы (–), в то время как мужские гаметы (+) подвижны и привлекаются хемотаксически к женским, которые выделяют сильно пахучее вещество эктокарпин. Мужские гаметы окружают женскую и прикрепляются к ней передним жгутиком, образуя группы (рис. 42Б). Затем одна из мужских гамет сливается с женской, остальные уплывают.

После оплодотворения возникает зигота, которая без периода покоя прорастает в более или менее ветвящийся диплоидный спорофит. На нем в большом числе возникают яйцевидной

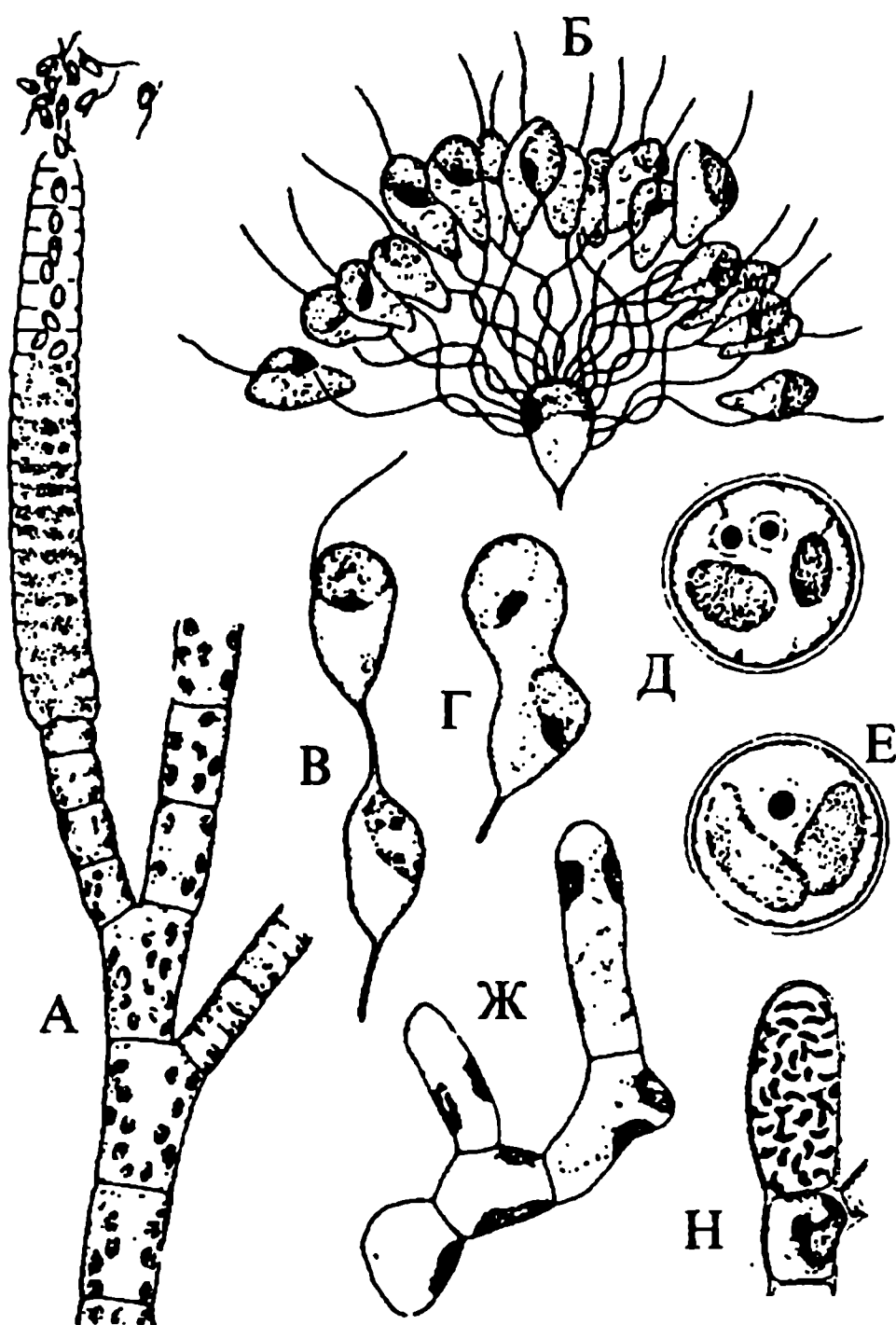


Рис. 42. Эктокарпусовые
 А — ветвь гаметофита с многокамерными гаметангиями. Б-Г — оплодотворение. Д, Е — зигота и слияние ядер. Ж — прорастание зиготы. Н — однокамерный мейоспорангий на диплоидном спорофите. А-Д *Ectocarpus siliculosus*. Е-Н *Ectocarpus lucitagus*.

формы однокамерные (рис. 42Н) спорангии, в которых после мейоза образуются мейозооспоры, из них возникают новые гаплоидные растения, т.е. новое поколение гаметофитов.

Этот нормальный гапло-диплоидный цикл развития с изоморфной сменой поколений имеет различные отклонения, как правило, в зависимости от климатических условий. Так например, диплоидный спорофит — особенно в холодных морях — без мейоза в многокамерных спорангиях образует диплоидные митоспоры и размножается бесполом путем. Из гамет могут возникать (партеногенетически) гаплоидные спорофиты; в однокамерных спорангиях образуются гаплоидные зооспоры. Из них опять могут возникать гаплоидные спорофиты. В гаметангиях иногда развиваются не полностью разделившиеся гаметы с 4 жгутиками и 2 ядрами. Эти ядра в гамете сливаются (аутогамия) и такая гамета прорастает прямо в диплоид-

ный спорофит, на котором формируются однокамерные спорангии. После мейоза в таких однокамерных спорангиях возникают генетически однородные (например, только +) мейозоспоры. Кроме того встречаются диплоидные гаметофиты и тетраплоидные спорофиты, когда в однокамерных спорангиях мейоза не происходит.

В заключение отметим, что в цикле развития эктокарпуса при смене поколений не всегда четко разграничены ядерные фазы, они переплетены. Каждая генерация может воспроизводить себя. Пол у этих относительно высокоразвитых водорослей не выражен. У эпифитных видов эктокарпуса встречаются не одинаковые по форме гаметофиты и спорофиты. Особенно это заметно на эпифитных видах, обитающих на различных крупных водорослях. Например, гаметофит на фукусе, а спорофит на аскофиллуме.

Порядок Cutleriales – Кутлериевые. Смена поколений у кутлерии (*Cutleria*) гетероморфная с сильно редуцированной гаметофитной генерацией (рис. 46А). Гаметофит прямой, вильчато ветвится, лентовидной формы и на верхушках лент с пучком волосков. У видов рода кутлерия, обитающих в теплых европейских морях, гаметофит высотой до 40 см, живет на мелководье и образует на мужских растениях микрогаметангии, а на женских – мегагаметангии (рис. 43).

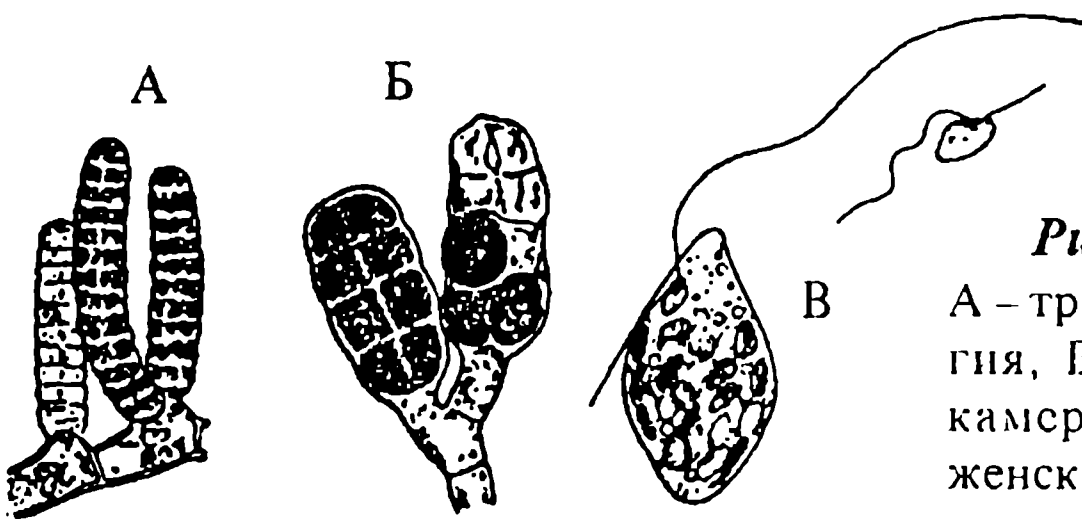


Рис. 43. Кутлериевые.

А – три мужских микрогаметангия, Б – два женских многокамерных мегагаметангия. В – женская и мужская гаметы.

В них формируются мелкие мужские и крупные женские гаметы. Мужские гаметы привлекаются летучим веществом мультифидином, выделяемым женскими гаметами. Копуляция гамет – в форме анизогамии. Зигота сразу прорастает в спорофит. Ранее он был описан как особый род аглаозония.

Спорофит в виде лопастной корки, размером в несколько сантиметров. Живет на скалах и раковинах на глубине 8–10 м. На верхней стороне паренхиматического таллома возникают сорусами (кучками) однокамерные спорангии. После мейоза развиваются зооспоры, прорастающие в новые гаплоидные растения.

Род *Занардиния* имеет изоморфную смену поколений. Гаметофит и спорофит в форме кожистых дисков до 20 см в диаметре.

Порядок Dictyotales – Диктиотовые. Типичный представитель порядка род диктиота (*Dictyota*) имеет многократно дихотомически ветвящийся таллом (рис. 3). Рост и вильчатое ветвление таллома происходит за счет крупной верхушечной клетки, которая книзу отчленяет базальные сегменты. Эти сегменты далее делятся продольными перегородками, образуя внутреннюю первичную сердцевидную клетку и наружные клетки таллома. В конечном итоге за счет деления этих клеток и возникает тканевый таллом. Он состоит из трех слоев клеток: средний слой из крупных, бесцветных клеток с отдельными пластидами, он окружен слоем мелких клеток с многочисленными пластидами. Этот слой формирует кору. От коры отходят пучки бесцветных волосков с базальной меристемой, рассеянных по поверхности таллома.

Диктиота – классический пример растения, показывающий как возникает дихотомическое ветвление. Дихотомия начинается с того, что апикальная клетка делится на две дочерних в продольном направлении. Они путем поперечных делений дают пару расходящихся выступов, которые развиваются в боковые ветви (рис. 3Б,Г).

Цикл воспроизведения у диктиоты гапло-диплоидный с изоморфной сменой поколений. Диктиота двудомное растение. Многокамерные сперматогонии и оогонии формируют гаметы на разных растениях. Оогонии и сперматогонии возникают группами или сорусами (рис. 44).

Каждый оогоний содержит большое число неподвижных яйцеклеток, которые выпадают в воду и оплодотворяются сперматозоидами. Сперматозоиды грушевидной формы, содержат сильно редуцированный хлоропласт и только один боковой жгутик с мастигонемами, второй жгутик редуцирован и имеет в основании лишь базальное тельце и короткий

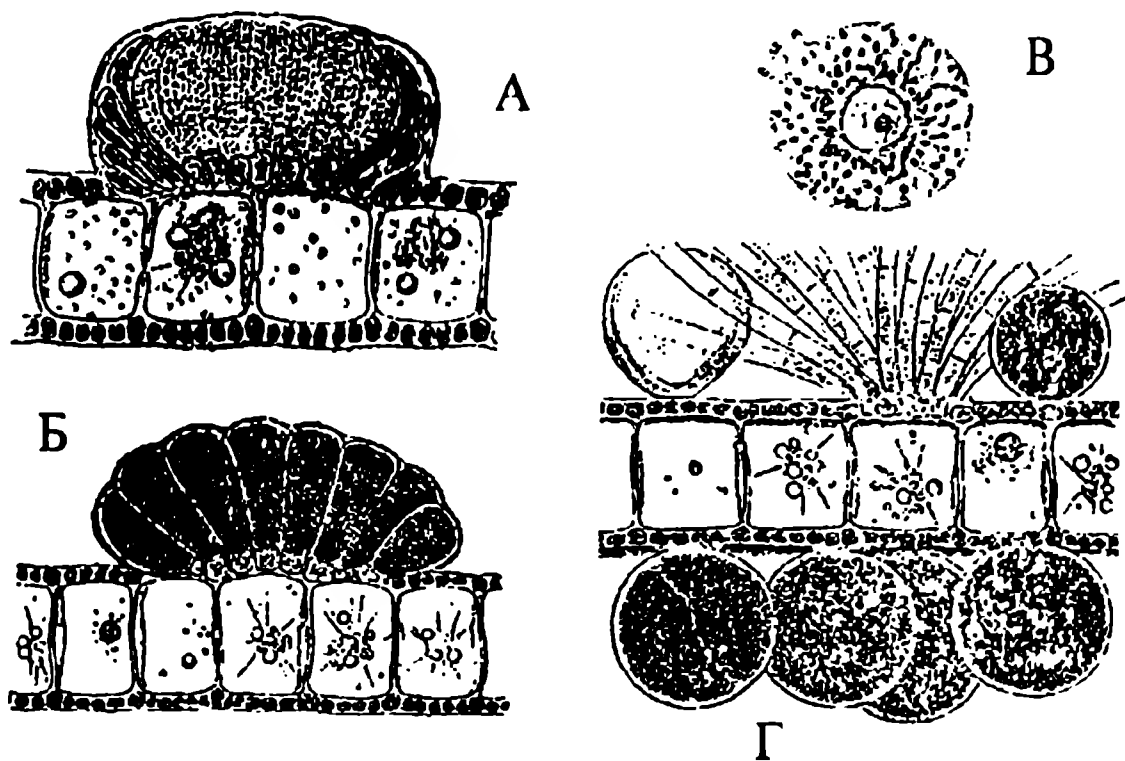


Рис. 44. Диктиотовые. Диктиота бильчатая.

А – поперечный разрез через мужской таллом с группой сперматогониев, окружен группой стерильных клеток. Б поперечный разрез через женский таллом с группой оогониев. В – яйцеклетка с 3 спрема-тозоидами. Г поперечный разрез таллома с тетраспорангиями, вверху бурые волоски.

остаток в плазме, внешне не видимый. Гаметангии развиваются только в летние месяцы. Выход и мужских, и женских гамет из гаметангиев происходит только в течение 2-х дней в месяц. Диплоидный спорофит внешне не отличается от гаметофита (рис. 46Б). Мейоспоры возникают по 4 в однокамерных тетраспорангиях. Они крупные и неподвижные. Между тетраспорангиями растут бурые волоски.

В Черном море распространен очень близкий к диктиоте род дилофус (*Dilophus*), у которого имеется несколько слоев сердцевинных клеток. В теплых морях часто распространены виды рода падина (*Padina*) с веерообразными талломами. Таллом нарастает за счет краевых меристем и инкрустирован карбонатом кальция. Цикл развития такой же как и у диктиоты, но гаметофиты обоеполые.

Порядок Laminariales – Ламинариевые. Спорофиты ламинариевых морфологически и гистологически высоко дифференцированы и часто достигают значительной массы (рис. 41А,Б).

Гаметофиты всех ламинариевых мелкие, микроскопических размеров. Мужские и женские растения различаются в строении и вторичными половыми признаками (рис. 45). Мужские гаметофиты относительно сильно ветвятся, быстро растущие, с большим числом мелких клеток, несут на верхушках ветвей одноклеточные сперматогонии, в каждом формируется по одному двужгутиковому сперматозоиду. Женские гаме-

тофиты имеют значительно более крупные клетки, растут медленнее и содержат небольшое число клеток, в экстремальных случаях состоят из единичной клетки каналовидной формы и производят оогонии с одной яйцеклеткой. Голая яйцеклетка выступает наружу через отверстие оогония, где и остается лежать (рис. 45А).

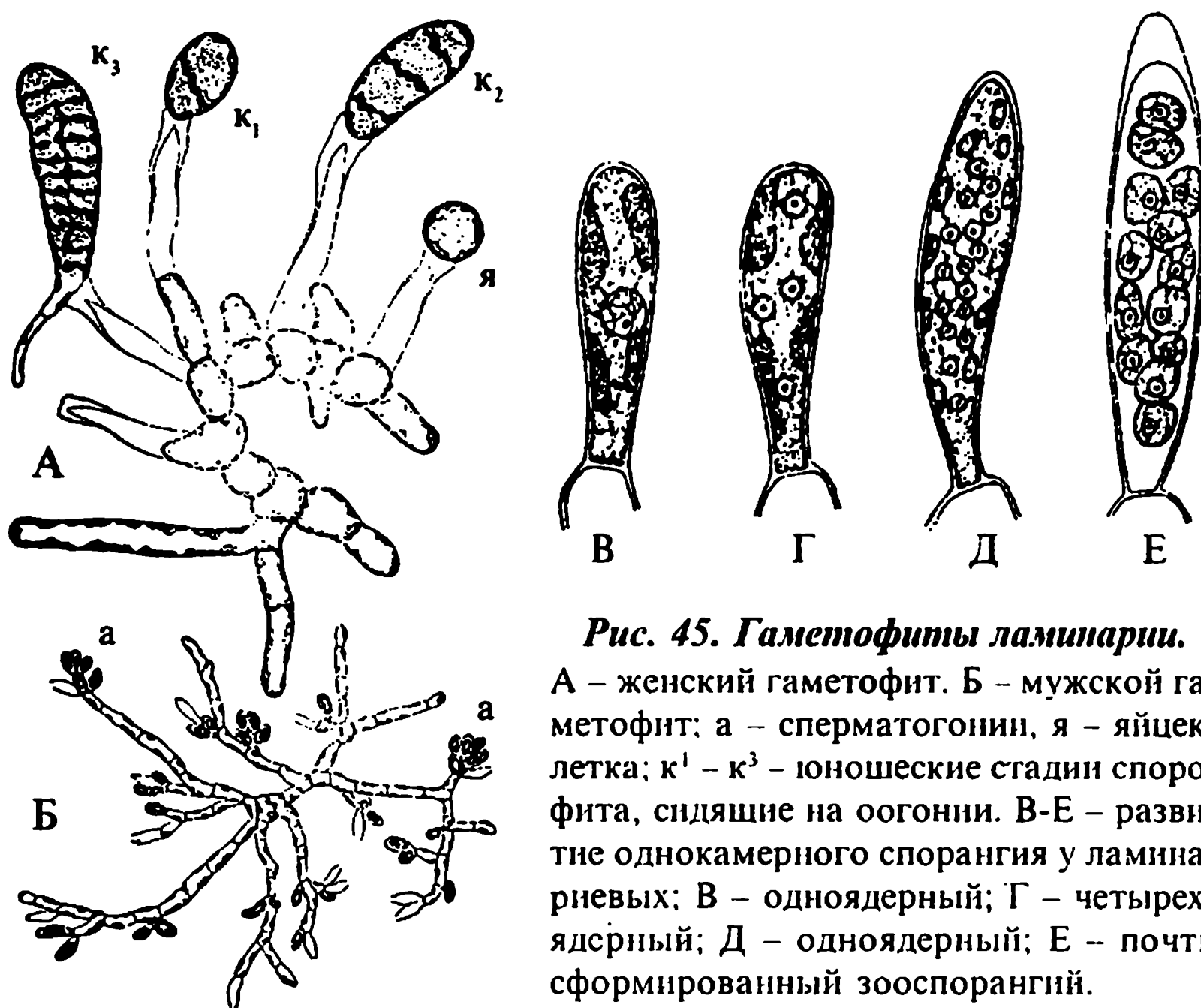


Рис. 45. Гаметофиты ламинарии.

А – женский гаметофит. Б – мужской гаметофит; а – сперматогонии, я – яйцеклетка; $к^1 - к^3$ – юношеские стадии спорофита, сидящие на оогонии. В-Е – развитие однокамерного спорангия у ламинариевых; В – одноядерный; Г – четырехядерный; Д – одноядерный; Е – почти сформированный зооспорангий.

Зигота после оплодотворения прорастает в диплоидный спорофит (рис. 46). Спорофитная генерация представляет макроскопическую стадию в жизненном цикле. Спорофит производит на своей внешней поверхности продолговатые однокамерные спорангии (рис. 45), в которых формируются, при мейотическом (редукционном) делении, в большом числе двужгутиковые мейозооспоры генетически определенного пола. Они прорастают в мужские и женские гаметофиты. Спорофит макроцистис (рис. 41Е) в холодных морях южного полушария имеет более 50 м в длину. На глубине от 2 до 25 м расположен длинный, тонкий (1 см в диаметре) ствол, в нижней части голый,

в верхней – на одной стороне несет свисающие “листья” (филлоиды), в основании каждого имеются крупные плавательные пузыри, благодаря которым они плавают на поверхности моря. Антарктические виды рода лессония (рис. 41 Д) имеют древо-видный, до 5 м длины ствол, ветвящийся на верхушке, с свисячими филлоидами, развивающимися на боковых ветвях. У нереоцистис Лютке (побережье Тихого океана от Аляски до Калифорнии) стволовая часть таллома до 25 м длины, на верхушке с большим плавательным пузырем, на котором сидит кучка филлоидов до 5 м длины (рис. 41 В). Скорость роста филлоидов достигает 10 см в сутки, а ствола – 13,5 см. Процессы роста интенсивны в начале весны при температуре воды 0° С. Род хорда имеет шнуровидные не ветвящиеся талломы длиной несколько метров.

На побережье Атлантического океана и побережье Дальнего Востока, в северных морях широко распространены виды рода ламинария (*Laminaria*), образующие нижнюю границу подводных водорослевых “лугов”. Таллом достигает нескольких метров в длину. В основании таллома имеются коралло-видные ризоиды, далее располагается короткая стеблевидная (каулоид) и длинная листовидная часть (филлоид) таллома.

Филлоиды каждый год образуются новые, благодаря тому, что в конце зимы лежащая в основании филлоида интеркалярная зона роста производит новый “лист”. Старый при этом отмирает постепенно. Филлоид у ламинарии сахарной простой (рис. 41 А), у ламинарии пальчатой и гиперборейской (рис. 41 Б) пальчато-лопастной или лопастной формы. Спорофит ламинарии гиперборейской может достигать возраста 10–20 лет.

Рассмотрим анатомическое строение таллома ламинарии. Поперечный разрез через каулоид показывает высокую гистологическую дифференциацию. От внешней к внутренней части можно различить наружную кору, внутреннюю кору и сердцевину. В противоположность нитчатому таллусу клетки тканевого таллома способны делиться во многих направлениях; так благодаря активному тангентальному делению образуются радиальные и тангентальные стенки клеток наруж-

ной коры. Глубокие слои этой коры ответственны за утолщение и рост каулоида. Эту же функцию выполняют и клетки внешней коры. Клетки внутренней коры более крупные, расположены рядами. Они обеспечивают в основном механическую прочность каулоида, а в своей внешней части функционируют как ассимиляционная ткань. Сердцевина служит для накопления и проведения питательных веществ. Она состоит из клеточных нитей, поперечные стенки которых трубковидно вздуваются. У других родов (например, макроцистис и нереоцистис) поперечные стенки таких клеточных нитей в виде ситовидно продырявленных пластинок. С помощью радиоактивных маркеров установлено, что соединения углерода могут транспортироваться по этим элементам. Такие “ситовидные трубки” имеются у сосудистых растений. Через ситовидные элементы идет транспорт аминокислот из филлоида в каулоид со скоростью 60 см/ч.

Порядок Fucales – Фукусовые. Они имеют крайне редуцированный гаметофит и практически воспринимаются как чистые диплонты (рис. 46Г). Половой процесс происходит в форме оогамии. Мейоз происходит при формировании гамет. Диплоидный спорофит образует прямостоячее вегетативное тело иногда до 1 м длины. Многолетние виды фукуса имеют кожистые, лентовидной формы, дихотомически ветвящиеся талломы со средней “жилкой”, в нижней части переходящие в каулоид. Талломы прикрепляются ризоидами (присоской) к субстрату расширенным вздутием. Нарастает таллом благодаря делению инициальной группы клеток, расположенных на верхушках ветвей.

У многих видов фукуса концы таллома вздуваются и принимают более светлую (светло-желтую, до оранжевой) окраску, превращаясь в так называемые рецептакулы, на которых образуются концептакулы или скафидии (рис. 47А).

Вначале в скафидии из одной инициальной клетки, называемой проспорой, возникает группа мужских и женских клеток, располагающихся между стерильными волосками – парфизами. Затем в этом однокамерном сосуде митотически образуются клетки, производящие крайне редуцированный,

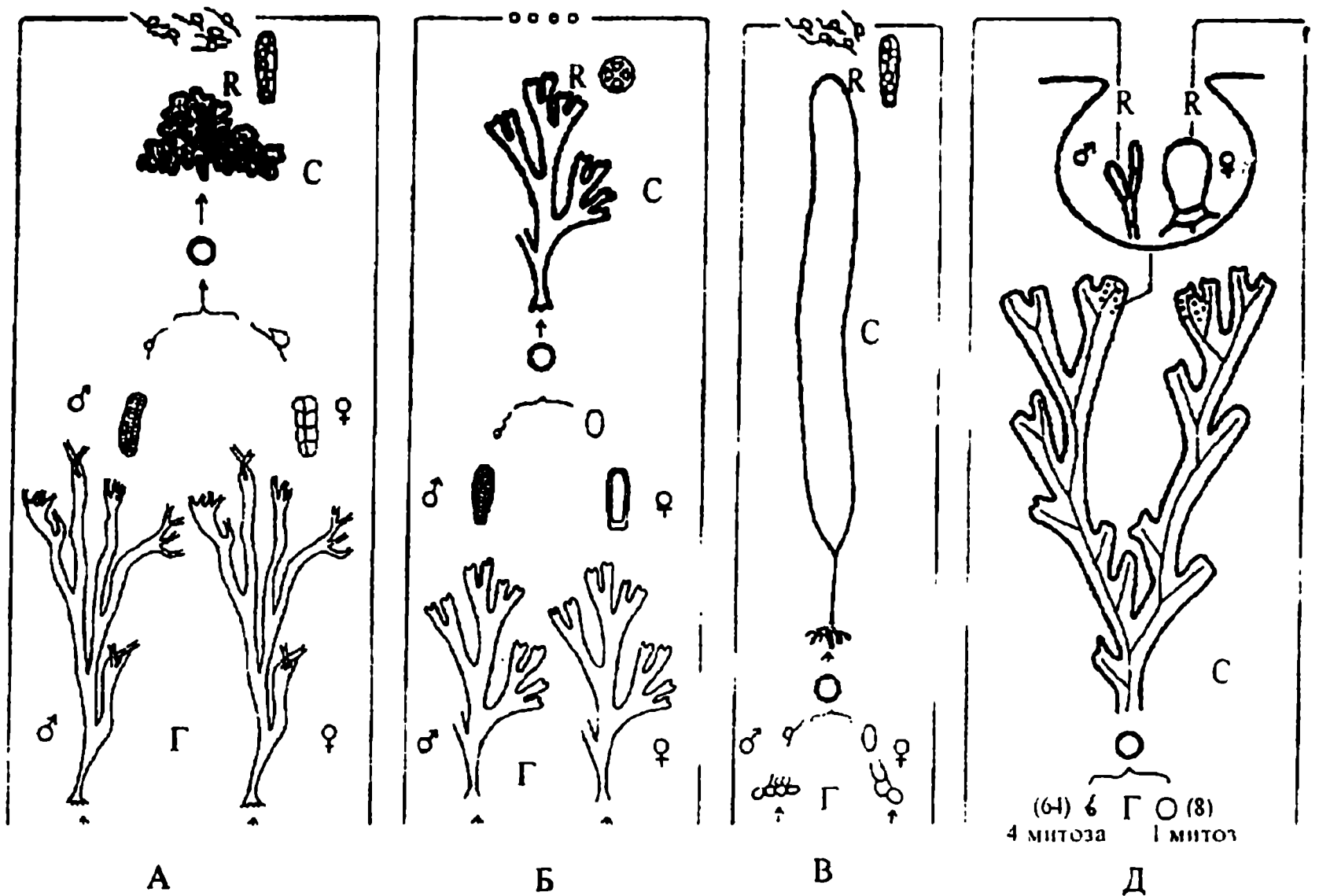


Рис. 46. Бурые водоросли. Схематическое изображение циклов воспроизведения и смен ядерных фаз у бурых водорослей.

А – кутлерия. Б – диктиота. В – ламинария. Д – фукус; Г – гаметофит. С – спорофит. Р – редукционное деление. Гаплоидная фаза показана тонкими линиями, диплоидная фаза – толстыми линиями.

диплоидный гаметофит, не самостоятельно существующий, на котором возникают оогонии и сперматогонии; происходит полная интеграция этих процессов (зародышевые клетки = мейоспорангий = гаметангий).

В оогонии после мейоза возникает 4 гаплоидных ядра, а после первого митоза возникает 8 яйцеклеток. В сперматогониях после мейоза и 4 митозов возникает 64 сперматозоида.

Оогоний крупный, округлый, сидит на одноклеточной ножке. Сперматогонии состоят из обильно ветвящихся, коротких нитей с овальными клетками (рис. 47Б). У многих видов оогонии и сперматогонии расположены в одном скафидии (однодомные виды); другие виды – двудомные. Стенка оогония состоит из трех слоев. При созревании яйцеклеток вначале разрушается внешний слой, 8 яйцеклеток остаются покрытыми двумя слоями. В таком состоянии они выходят из скафидия

(рис. 47Д). В воде оставшиеся слои разрушаются и яйцеклетки оказываются свободно плавающими. Стенки сперматогония состоят из 2 слоев. Когда пакет с 64 сперматозоидами выходит из скафидия, стенки его разрушаются и сперматозоиды свободно плавают. Благодаря пахучему веществу фукосеррату они привлекаются к яйцеклетке. Сперматозоиды содержат рудиментарный хлоропласт и глазок. К яйцеклеткам прикрепляются передним жгутиком. После оплодотворения зигота вначале покрывается целлюлозной оболочкой, прикрепляется к субстрату и прорастает в новый диплоидный спорофит.

Порядок фукусовые завершает ряд прогрессивной редукции гаметофита у бурых водорослей. Это хорошо заметно при рассмотрении эктокарпусовых и ламинариевых. Если у эктокарпусовых гаметофит – самостоятельно живущее, крупное растение, то у ламинариевых мужской и женский гаметофиты, по сравнению со спорофитом, сильно редуцированы. А женский гаметофит может быть редуцирован до одной клетки и содержит одну яйцеклетку, благодаря тому что находящаяся в покое мейоспора фактически превращается в яйцеклетку. Диплоидные расте-

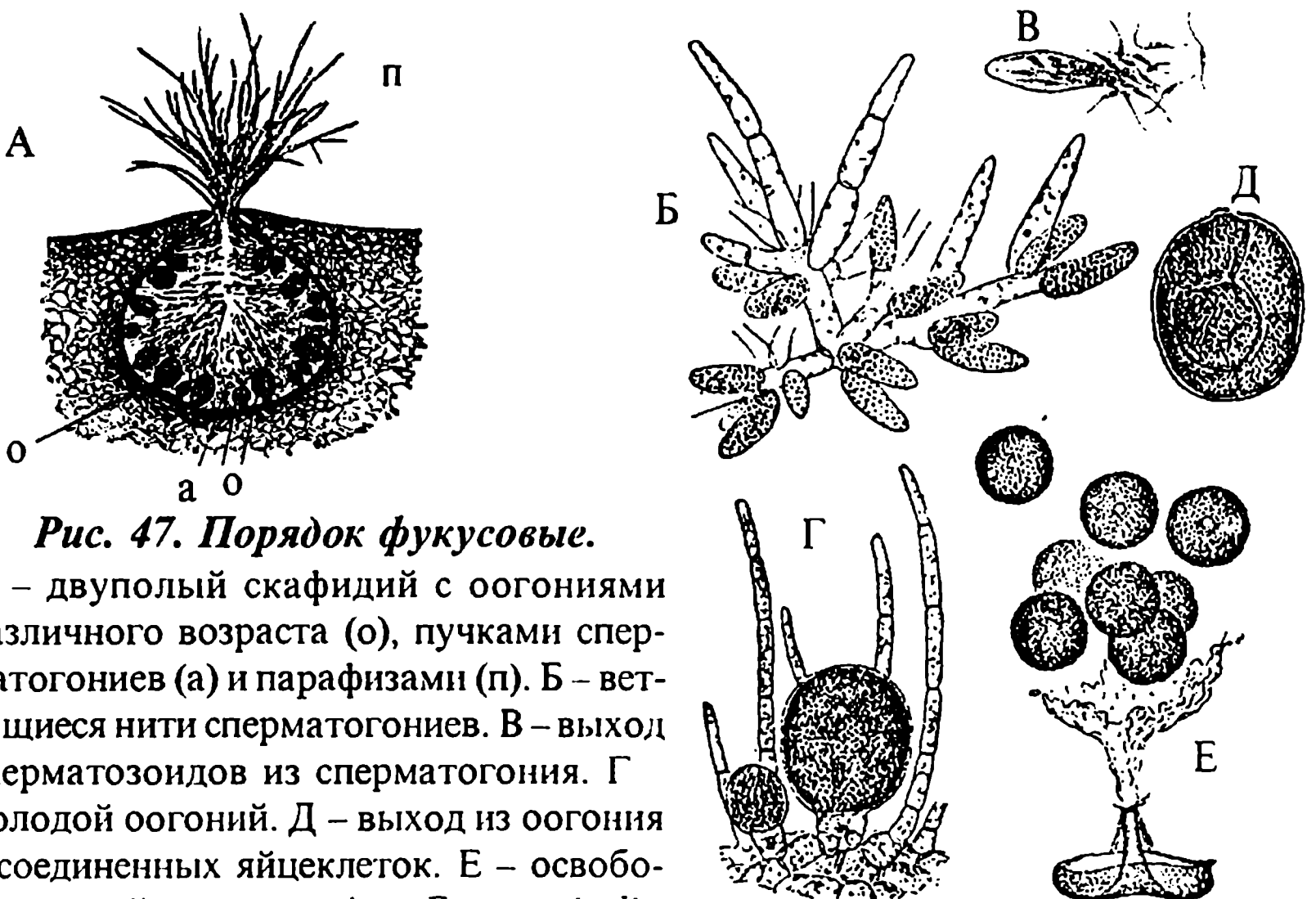


Рис. 47. Порядок фукусовые.

А – двуполый скафидий с оогониями различного возраста (о), пучками сперматогониев (а) и парафизами (п). Б – ветвящиеся нити сперматогониев. В – выход сперматозоидов из сперматогония. Г – молодой оогоний. Д – выход из оогония 8 соединенных яйцеклеток. Е – освобождение яйцеклеток. А – *Fucus spiralis*, Б-Е – *Ficus vesiculosus*.

ния фукуса могут возникать прямо из спорофита, так как мейоспоры полностью исчезают при формировании гаметофита.

Как и у большинства ламинариевых появляются плавательные пузыри, так есть они и у фукусовых. Они обеспечивают вертикальное положение таллома. Плавательные пузыри позволяют водоросли плавать на поверхности воды или в ее толще. Виды фукуса образуют в северных морях подводные луга, при отливе нередко лежащие на сухих местах, но благодаря слизи (фукоидину) они не высыхают и продолжают фотосинтезировать. Фукус пузырчатый (*Fucus vesiculosus*) имеет парные плавательные пузыри в талломе (рис. 48Г).

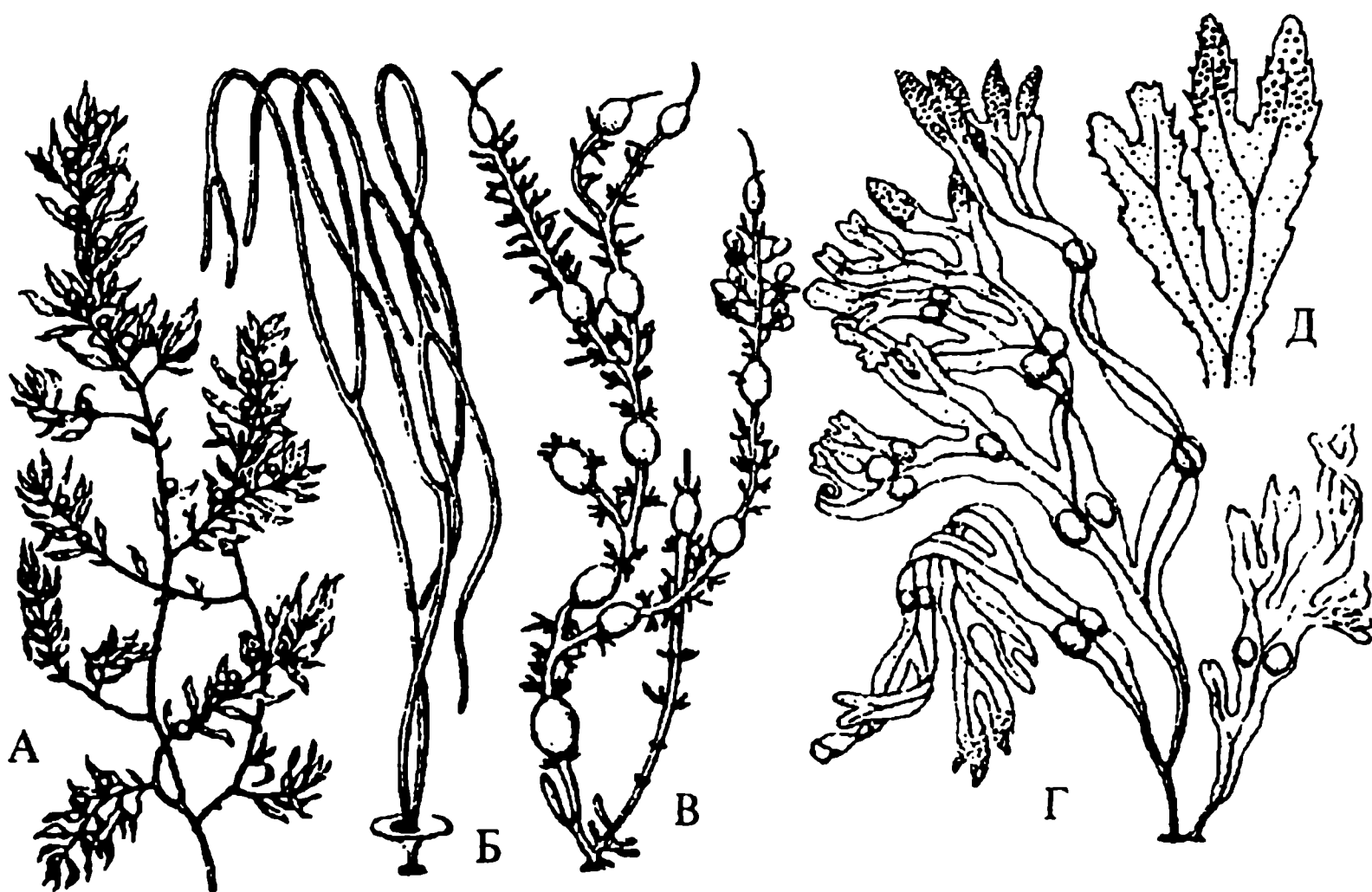


Рис. 48. Фукусовые.

А – *Sargassum bacciferum*. Б – *Himanthalia lorea*. В – *Ascophyllum nodosum*. Г – *Fucus vesiculosus*. Д – *Fucus serratus*.

Одиночные, они расположены на одинаковом расстоянии у аскофиллума узловатого (*Ascophyllum nodosum*, рис. 48В). У химанталии таллом состоит из воронковидного и дисковидного образования, прикрепленного ко дну подошвой (рис. 48Б). На второй или третий год жизни из углубления в центре вырастают 1–4 дихотомически ветвящиеся рецептакула длиной 2–3 м, шириной 1–2 см. В оогониях развивается только по од-

ной крупной яйцеклетке (до 0,5 мм). После выхода яйцеклеток растение целиком отмирает. У водорослей из рода саргассум (*Sargassum*) кустистый таллом, ветвящийся моноподиально. На цилиндрическом “стебле” расположены очередно листовидные филлоиды – “листья”. В пазухе их расположены рецептакулы и на специальных выростах плавательные пузыри, напоминающие по облику ягоды. Представители рода широко распространены в тропических и субтропических морях. Отдельные виды этого рода (саргассум плавающий и погруженный) живут в Саргассовом море, где образуют спутанную массу, плавающую у поверхности воды. Они здесь размножаются вегетативно. Саргассово море находится в Атлантическом океане между Гольфстримом и Северным экваториальным течением (область затишья). Первичная родина этих водорослей находится у побережья ближайших материков, оттуда они и сносятся течением в Саргассово море.

В теплых морях распространены виды рода цистозейра (*Cystoseira*), с кустистыми талломами. В оогониях развивается по одной яйцеклетке. В Черном море растут в прибрежной части цистозейра косматая и бородатая.

Филогения бурых водорослей. Название для бурых водорослей – *Phaeophyceae* ввел де Бари в 1881 г. Бурые водоросли при всем их разнообразии представляют монофилитическую группу, которая характеризуется едиными биохимическими показателями (пигменты, продукты ассимиляции, строение хлоропластов и жгутиковых стадий – зооспор и гамет). На этом основании М. Шадефо (1960) предложил выделить отдел хромофиты, в который объединены золотистые, диатомовые, желто-зеленые и бурые водоросли, рассматривая перечисленные группы в ранге классов, тем самым предполагая их общность происхождения.

Бурые водоросли вместе с золотистыми могли возникнуть от общего предка и уже в раннем возрасте развивались как независимые эволюционные линии. Несмотря на их отчасти очень значительные размеры бурые водоросли в ископаемом состоянии плохо сохраняются по сравнению с известковыми формами зеленых. Очень вероятно, что они уже были в силу-

ре и девоне. Исходной группой могли быть нитчатые формы, из которых развились плоские, ламинариевые типа талломы.

Как и у зеленых водорослей, у бурых происходил переход от изогамии к анизогамии и оогамии. У простейших форм (эктокарпус) гаметангии были у обоих полов многокамерные и гаметы равны между собой. У высокоорганизованных (например, кутлерия) происходит увеличение женских гамет и увеличение размеров гаметангиев с одновременным уменьшением числа камер до одной, в которой у диктиоты и ламинарии образуется одна яйцеклетка в оогонии. В то время как у диктиоты спермотангии еще многокамерные, у ламинарии они уже однокамерные с одним сперматозоидом. Эти прогрессивные признаки все-таки еще не дают оснований для вывода о действительной филогении.

Смена поколений изоморфная (изогенератная) или гетероморфная (гетерогенератная), при этом тождество генераций рассматривается как первоначальная исходная группа развития спорофитной генерации, которая у ламинариевых и фукусовых является доминирующей.

На основе всестороннего анализа морфологии, размножения и чередования поколений у бурых водорослей Ф. Фрич (1943) пришел к выводу, что эволюция этих водорослей происходила в таких направлениях:

1. Развитие организмов с тканевыми талломами из гетеротрихальных форм.
2. Переход от диффузного роста таллома к интеркалярному и затем к апикальному.
3. Морфологическая дифференциация обоих поколений приводит к замене изоморфного чередования поколений гетероморфным.
4. Исключение дополнительного размножения спорофита при помощи зооспор.
5. Переход от изогамии к анизогамии и оогамии.

Практическое значение. Бурые водоросли нашли широкое применение. Из них получают альгинаты, используемые в текстильной, пищевой, косметической и фотопромышленности. Мировая продукция альгинатов составила в 1964 году 14000 т.

Из бурых водорослей получают соду и маннит. Некоторые виды ламинарий съедобны и известны как “морская капуста”

Краткий обзор отдела Хромофита. Во внешнем облике хромофиты показывают все многообразие ступеней организации, встречающиеся у водорослей. По этой причине отдел очень гетерогенен. Но с другой стороны несомненны и родственные связи через ряды общих для них “консервативных” признаков.

По ультраструктуре жгутиковых клеток и хлоропластов, а также по составу хлорофиллов, дополнительным пигментам и запасным веществам Хромофитов можно характеризовать как родственную группу водорослей.

Бурые водоросли с их тканевыми талломами принадлежат к высокоорганизованным морским растениям. Они достигли в разделении вегетативного тела с их ситовидными трубками аналогии проводящих элементов у сосудистых высших растений. Изменение вегетативного тела в связи с приспособлением к многообразным условиям среды есть реализация эволюционных принципов у различных групп растений. При этом всегда можно установить как развиваются различные формы адаптации к условиям среды обитания; как в различных родственных группах возникают в таких же жизненных условиях сходные (конвергентные) формы. Примером первого утверждения являются различные ступени организации Хромофитов. Второе утверждение хорошо иллюстрируется параллельным развитием ступеней организации между Хлорофитами и Хромофитами.

При образовании и формировании облика клеточной стенки внутри Хромофитов часто используется аморфная форма кремнезема. Кремневые пластины, чешуи – характерный признак всех представителей. Правда они отсутствуют у голых хлоромонадовых, и как исключение имеются у зеленых (например, у педиаструма), но в отделе Хромофитов эта тенденция прослеживается четко. Целлюлоза здесь явно не предпочтительный строительный материал для клеточных стенок. У хлоромонадовых отсутствует прочная целлюлозная стенка, а у других классов, за исключением бурых водорослей, она вообще не является распространенной.

Приспособление к наземной жизни происходило многократно. Обитателями влажной почвы являются различные диатомеи и некоторые желто-зеленые, например ботридиум (рис. 34). Хорошо прослеживается тенденция перехода от изогамии к оогамии, от гаплоидного цикла воспроизведения к гапло-диплоидному и диплоидному. Так, диатомовые водоросли уже типичные диплонты. Среди бурых водорослей можно видеть крупные многолетние спорофиты, у оогамных форм женские гаметы представлены яйцеклетками.

Отдел Rhodophyta – Красные водоросли

Преимущественно морские красные водоросли имеют окраску от красной до фиолетовой, реже темно-пурпуровую, буро-красную до голубовато- или оливково-зеленой. Окраска обусловлена сочетанием пигментов: хлорофилла “а”, каротиноидов и фикобилинов.

К красным водорослям принадлежат как одноклеточные, коккоидной ступени организации, так и нитчатые, пластинчатые, псевдопаренхиматические многоклеточные формы, у которых отсутствуют жгутиковые стадии.

Простейшие представители одноклеточные или разноритчатые, иногда пластинчатые с интеркалярным ростом. Высокоорганизованные представители имеют псевдопаренхиматические талломы, напоминающие по облику высшие растения. Среди них по строению различают 2 типа – одноосевой (рис. 2А), или “тип центральной нити” и многоосевой или тип “фонтана” (рис. 49 А-В).

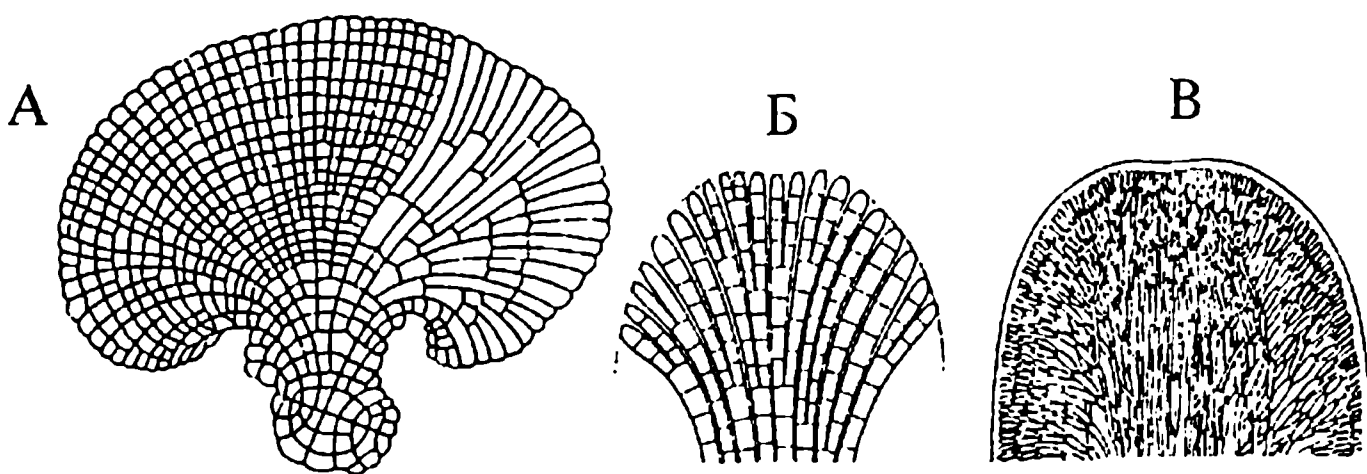


Рис. 49. Схема строения многоосевого таллома у красных водорослей

А – плоский однослойный таллом, расширяющийся благодаря продольному делению боковых клеток. Б – схема таллома “фонтанного типа”. В – верхушка ветви многоосевого таллома.

В одноосевом типе основой является одна нить, состоящая из одного ряда клеток, растущих при помощи верхушечной клетки. От центральной нити отходят боковые ветви, растущие также за счет верхушечной клетки. Из боковых ветвей формируются различного типа вторичные структуры в результате переплетения и дальнейшего разрастания.

Многоосевой таллом отличается тем, что основа таллома состоит из пучка нитей, от которых отходят боковые ветви, дихотомически ветвящиеся в двух плоскостях. Боковые ответвления могут, разрастаясь, тесно переплетаться, образуя плотное сплетение псевдопаренхимы или плектенхимы, так возникает псевдопаренхиматический таллом. В таком талломе можно различать “сердцевину” и “кору”, клетки которой выполняют механическую функцию.

Стенка клетки красных водорослей состоит из двух слоев. Внутренний – фибриллярный преимущественно из целлюлозы. Микрофибриллы состоят из войлоковидных цепочек. Внешний слой аморфный, содержит различные слизистые галактаны (например, агар, полимеры галактана, галактано-сульфат). Стенка клетки может быть инкрустирована солями кальция и магния. Инкрустация бывает настолько плотной, что водоросль становится как бы окаменевшей, похожей на коралл.

Почти без исключения в одноядерных клетках, в вязкой цитоплазме лежат многочисленные дисковидные, овальные или лопастные хлоропласты, называемые родопластами. В них находится хлорофилл “а” (нет “с” и “b”). Указания на наличие хлорофилла “d” не подтверждены дальнейшими исследованиями. Каротиноиды покрыты красным, сильно флуоресцентным веществом, которое находится в фикобилисомах. Фикобилисомы как и у прокариотических цианей имеют форму шаровидных телец. Они лежат в хлоропластах на таллакоидах и содержат не растворимые в воде фикобилины: фикоциан и фикоэритрин. Наслоение фикобилинов в фикобилисоме: внутри – фикоциан (голубой), снаружи фикоэритрин (красный). От сочетания обоих пигментов зависит окраска таллома. Фикобилисомы красных водорослей и цианей являются светособирающими пигментами, которые направляют энер-

гию к собственно фотосинтетическому пигменту хлорофиллу. В хлоропластах тиллакоиды не объединены в стопки, они лежат отдельно, на одинаковом расстоянии друг от друга. Хлоропласты покрыты двойными мембранами. Эндоплазматический ретикулум в образовании мембран участия не принимает. Пиреноиды имеются только у единичных форм, но, вероятно, не функционируют.

Запасным веществом является багрянковый крахмал, в форме округлых, часто слоистых зерен. Зерна располагаются на верхней поверхности хлоропластов или в цитоплазме. Из других веществ накапливаются масла и галактозо-глицерин.

У примитивных форм красных водорослей вегетативное размножение происходит путем деления клетки на две дочерние. У высших форм изредка наблюдается размножение частями таллома. Бесполое размножение происходит при помощи безжгутиковых зооспор, развивающихся по одной (моноспоры) или в большом числе в спорангиях. Развитие четырех спор (тетраспор) в так называемых тетраспорангиях связано с редукционным делением и не относится к бесполому размножению.

Половое размножение красных водорослей происходит в форме оогамии. Для них характерна трехфазная (стадийная) смена поколений, при этом на гаплоидном гаметофите развивается диплоидный карпоспорофит спорофит, а вторая диплоидная спорофитная генерация существует самостоятельно, независимо от первых двух, чаще всего как тетроспорофит (рис. 50).

Гаметофит – самостоятельное гаплоидное растение. Он развивает женский гаметангий, называемый карпогоном. У большинства красных водорослей он имеет трихогину, удлинённый, в большинстве каналовидный орган, принимающий мужские гаметы. На других частях гаметофита или особях развиваются мужские гаметангии (спермотангии), в которых формируются безжгутиковые мужские гаметы – спермации.

Спермации пассивно переносятся водой и соприкасаясь с трихогиной прикрепляются к ней, опорожняя свое содержимое в канал трихогины. После чего ядро спермация по каналу трихогины перемещается к яйцеклетке и сливается с ней. Из

оплодотворенной яйцеклетки возникает зигота, которая митотически делится, образуя диплоидные нити. Совокупность диплоидных нитей называют карпоспорофитом. Карпоспорофит остается соединенным с гаметофитом. Таким образом на одном гаплоидном талломе формируется две генерации: гаметофит и карпоспорофит. Карпоспорофит производит исключительно митотическим делением ядра диплоидные карпоспоры.

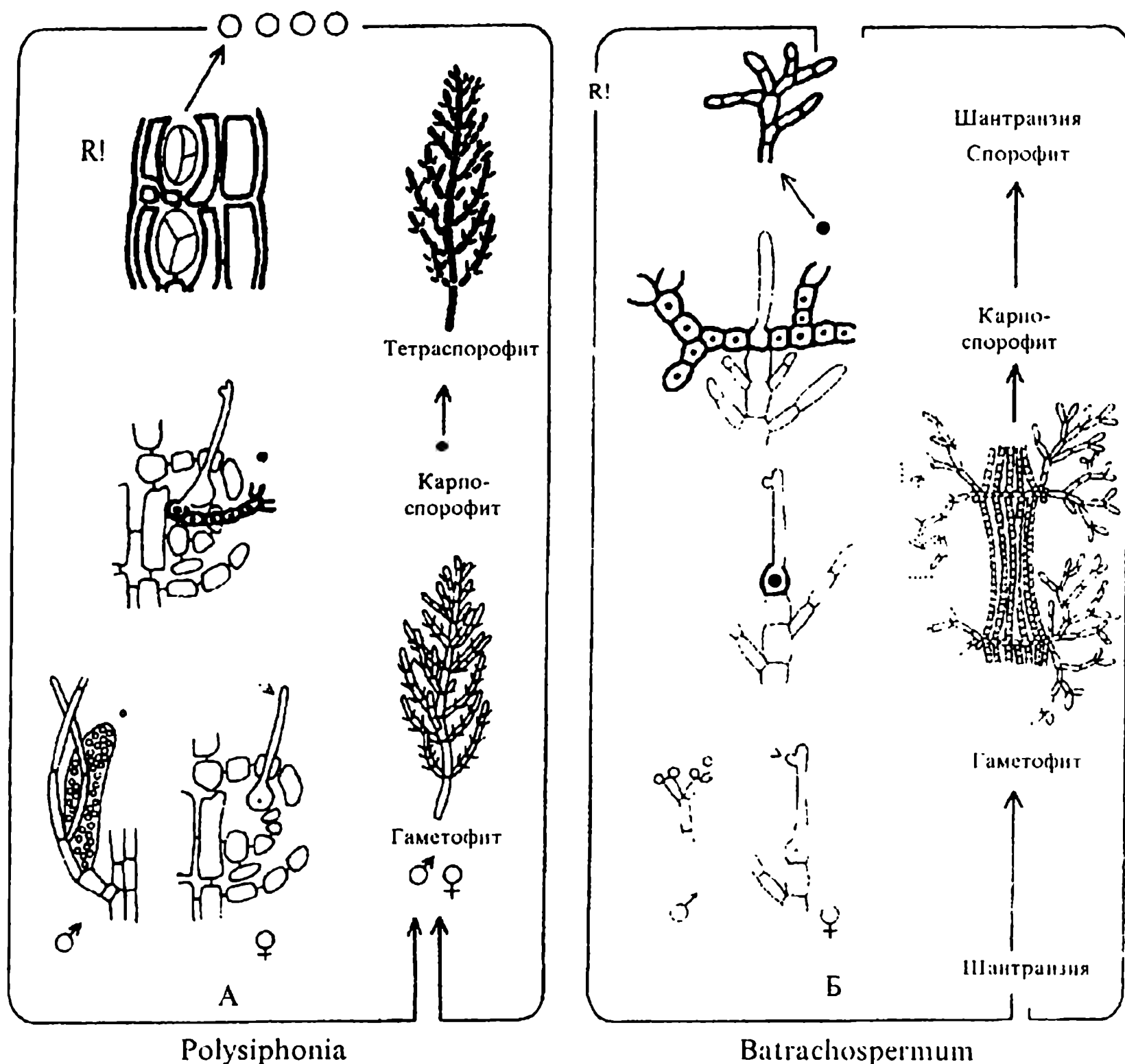


Рис. 50. Смена поколений и ядерных фаз у красных водорослей, класс *Floridophyceae*.

А *Polysiphonia*. Б – *Batrachospermum*. Тонкие линии: гаплофаза; толстые линии: диплофаза.

Из карпоспор возникает, у большинства красных водорослей, тетраспорофит. Обычно тетраспорофит одинаковый по форме с гаметофитом. Тетраспорофит получил свое название

из-за спорангиев. В спорангии в результате мейоза всегда возникает 4 гаплоидных споры, отсюда и название – тетраспорангий, а растение тетраспорофит. Тетраспоры прорастают в новые гаметофиты.

Развитие трех генераций происходит на двух вегетативных телах. Большинство красных водорослей имеет такой цикл развития. Гаметофит и тетраспорофит в большинстве одинаковы по форме, но могут быть не одинаковыми по размерам, поэтому их относили к различным родам и даже порядкам.

Процесс образования карпоспор имеет важное значение для классификации красных водорослей. Различают 2 способа образования карпоспор. При первом способе зигота митотически делится, образуя неподвижные, голые, а затем покрытые оболочкой карпоспоры. При втором способе из оплодотворенного карпогона или его дочерней клетки вырастают ветвящиеся нити, называемые гонимобластами, клетки которых превращаются в карпоспорангии, дающие по одной карпоспоре. У большинства красных водорослей гонимобласты возникают не из брюшка карпогона, а из особых вспомогательных клеток, называемых аксильными. Аксильные клетки с обильной плазмой и имеют большое значение для физиологического питания будущих карпоспор.

Аксильные клетки могут быть удалены от карпогона. Это можно пояснить на конкретном примере водоросли дюренеи (*Dudresnaya*). Из оплодотворенного карпогона дюренеи возникает несколько ообластемных (спорогенных) нитей (рис. 51). Эти нити содержат диплоидные ядра. Нити подрастают к аксильным клеткам и в точке контакта оболочки их растворяются. Цитоплазмы клеток, кроме ядер, сливаются. Слияние цитоплазм стимулирует деление диплоидного ядра и развитие гонимобластов, которые и продуцируют диплоидные карпоспоры.

У наиболее высокоорганизованных форм аксильные клетки развиваются только после оплодотворения в непосредственной близости к карпогону. В этом случае нет надобности в образовании длинных ообластемных нитей, связующих карпогон с аксильными клетками. При этом аксильная клетка сливается с брюшком оплодотворенного карпогона.

Совокупность ауксилярной клетки или клеток вместе с карпогоном называют прокарпием. Карпоспорангии часто располагаются тесными группами, называемые цистокарпиями. Они обычно одеты оболочкой, которая развивается из соседних с карпогоном клеток.

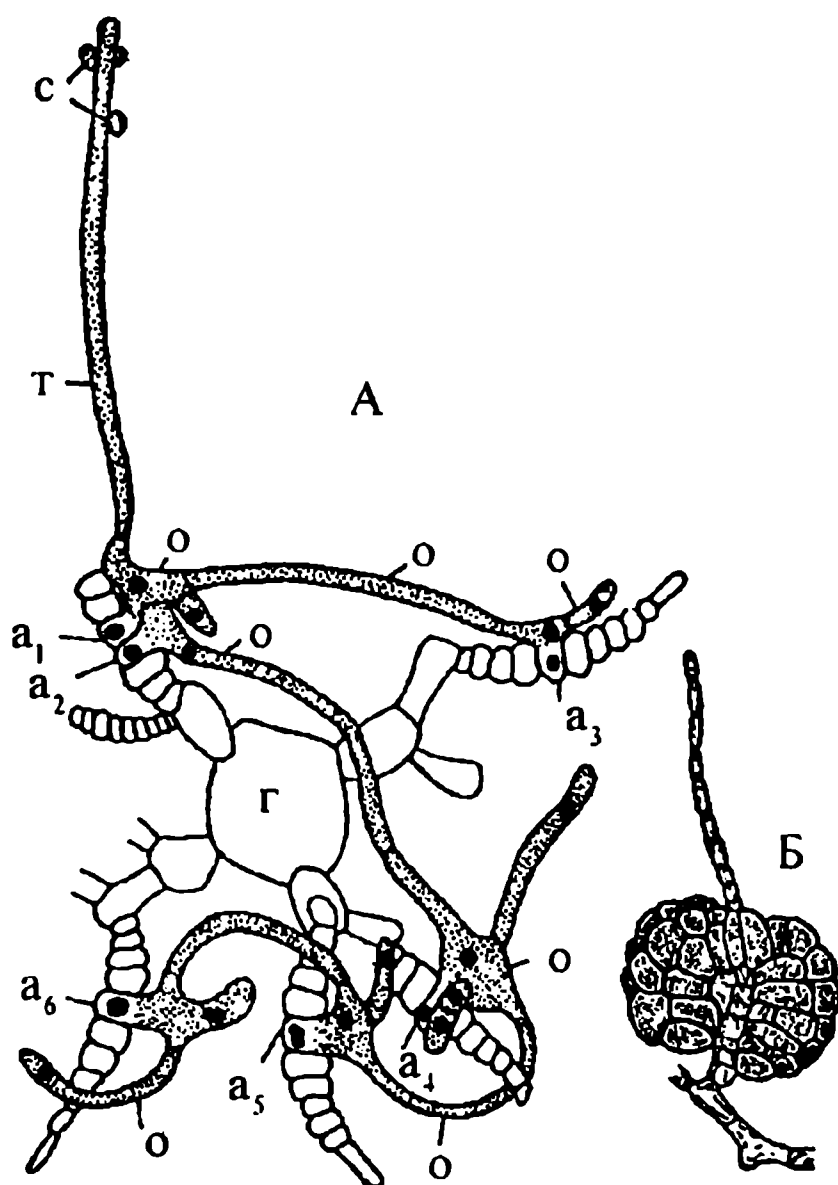


Рис. 51. Развитие карпоспорофита у диоренеи.

А оплодотворенный карпогон, на котором тригоина (т) с приклеенными спермациями (с), вырастающие из карпогона ообластемные нити (о) и вступающие в соединение с шестью ауксилярными клетками (а₁-а₆). Ауксилярные клетки возникают на ветвях гаметофита (г). Б зрелый клубочек карпоспор.

Распространение и экология. Среди ныне живущих красных водорослей отмечено около 4000 видов, объединенных в 500 родов, распространенных (кроме родов батрахоспермум (*Batrachospermum*) и леманея (*Lemanea*) – обитателей пресных вод) в литеральной зоне морей, особенно теплых. Многие виды очень чувствительны к колебаниям температуры. Красные водоросли могут жить на больших глубинах. Не идентифицированная водоросль была обнаружена в 1984 году на подводных скалах у Багамских островов. Она образует пятна до 1 м в диаметре на глубине 268 м при освещенности 0,0005%. Эта водоросль в 100 раз интенсивнее поглощает свет чем ее сородичи, обитающие на мелководье. Глубоководный образ жизни красных водорослей обеспечивают фикобилины. Все красные водоросли с высоким содержанием фикоэритрина, могут

улавливать зеленые лучи света на большой глубине или в тени значительно лучше чем другие водоросли и очень эффективно передавать их энергию на хлорофилл.

Красные водоросли бентосные организмы и часто с помощью нитей прочно прикрепляются к камням, скалам. Изредка встречаются как эпифиты на крупных водорослях. Многие эпифиты растут очень специфично только на отдельных родах (например, полисифония (*Polysiphonia*) на аскофиллуме, из бурых водорослей). Среди красных встречаются и бесцветные паразиты.

Систематика. Отдел красные водоросли разделен на два класса.

Класс Bangiophyceae – Бангиевые. Объединяет простого строения одноклеточные, нитчатые или пластинчатые формы. Хлоропласты звездчатой формы с пиреноидами. Карпогон без трихогины. Бесполое размножение моноспорами. В классе 2 порядка.

Порядок Porphyridales – Порфиридовые. В порядке объединены одноклеточные, отчасти колониальные формы. Половое размножение неизвестно.

Порядок Bangiales – Бангиевые. Объединяет нитчатые (например, бангия – *Bangia*) или пластинчатые (например, порфира – *Porphyra*) формы с интеркалярным нарастанием таллома. Пластинчатый таллом порфиры пурпурного цвета, длиной до 50 см, иногда до 2 м, прикрепляется к субстрату основанием. Он состоит из 1 или 2 слоев клеток. При образовании сперматогониев клетки таллома делятся во взаимно перпендикулярных направлениях на группы мелких клеток, каждая из них дает начало одному спермацию. Карпогоны лишь незначительно отличаются от вегетативных клеток, типичная трихогина отсутствует. После оплодотворения зигота (оплодотворенный карпогон) делится, образуя 2-32 карпоспоры, которые освобождаются благодаря набуханию межклеточной слизи. Карпоспоры вначале голые, но через несколько дней покрываются оболочкой и разрастаются в нитчатые талломы, образующие на известковых раковинах моллюсков красные пятна. Эта стадия долгое время считалась самостоятельной водорослью конхоцелис розовый (*Conchocelis rosea*). Таким

образом, карпоспорфитная генерация у порфиры отсутствует или очень сильно редуцирована. Конхоцелис-фаза – спорофитная генерация. Она образует после редукционного деления конхоспоры, гомологичные тетраспорам, из которых возникают пластинчатые талломы порфиры. Конхоцелис-фаза распространена на европейском побережье.

КЛАСС FLORIDOPHYCEAE – ФЛОРИДЕИ

Представители этого класса имеют очень разнообразные многоклеточные талломы с ветвящимися нитями и верхушечным ростом. Нарастание нитей идет за счет верхушечных клеток. Клетки нити соединены плазмодесмами. Нити часто формируют псевдопаренхиматические талломы округлой или плоской формы. Простейшие формы флоридей имеют гетеротрихальные талломы. У высокоорганизованных форм таллом одноосевой “центрального типа” или многоосевой “фонтанного типа”. Талломы в противоположность бурым водорослям – никогда не бывают тканевыми.

Бесполое размножение моноспорами и тетраспорами. Карпогон снабжен трихогиной. В жизненном цикле наблюдается три фазы – гаметофит с карпоспорофитом и тетраспорофит. В классе 5 порядков.

Порядок Nemalionales – Немалионовые. Ауксиллярных клеток нет. В Средней Европе порядок представляет род батрахоспермум (*Batrachospermum*), пресноводная водоросль распространена, как правило, в быстро текущих, затененных ручьях с жесткой водой. Таллом в форме сильно ветвящегося, слизистого на ощупь кустика, коричневатого (буроватого) до оливково-зеленого цвета. Таллом гаметофита – одноосевой и состоит из одного ряда бесцветных клеток, от каждой из них прямо под перегородкой возникают мутовки боковых ветвей ограниченного роста. Они состоят из мелких клеток богатых хлоропластами. Из базальных клеток боковых ветвей развиваются ветви неограниченного роста. Кроме того, базальные клетки мутовок дают начало коровым нитям, которые образуют главную ось, образуя многослойную обертку или “кору”

На боковых ветвях ограниченного роста формируются половые органы. Многочисленные сперматогонии возникают из ко-

нечных клеток ветвей (рис. 52Г). Каждый сперматогоний состоит из одной клетки, содержимое которой идет на развитие спермация. Женский гаметангий – карпогон сидит между ветвями несущими сперматогонии. Он состоит из длинной клетки, которая в нижней части бутылковидно набухает (рис. 52Д).

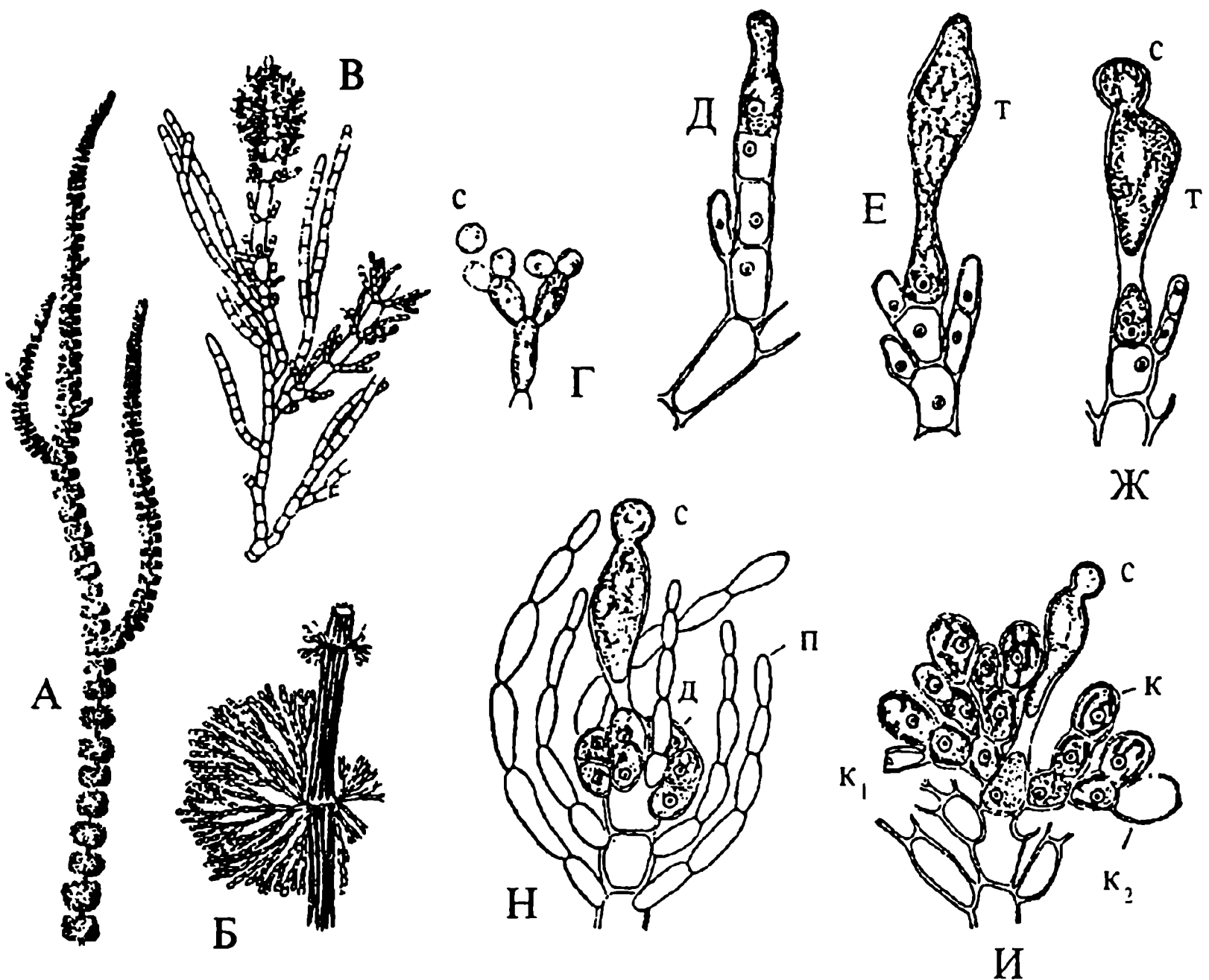


Рис. 52. Батрахоспермум четковидный – *B. moniliforme*

А – внешний вид. Б – часть таллома гаметофита с боковыми ветвями. В – спорофит (шантразия-стадия) с 2 гаметофитами. Г – участок ветви с 4 антеридиями, слева выходящий спермаций (с). Д – основание карпогона. Е – зрелый карпогон с трихогиной (т). Ж – карпогон после оплодотворения, в основании копулируют половые ядра. И – спорогенные нити (д) с покровами (п). И – зрелые спорогенные нити с карпоспорангиями (к-к₂).

Спермации пассивно переносятся токами воды и улавливаются трихогиной. Затем ядро спермация сливается с яйцеклеткой и базальная часть карпогона отделяется от трихогины слизистой пробкой (рис. 52Ж).

Карпоспорофит состоит из ветвящихся диплоидных нитей, которые при этом остаются соединенными с гаметофитом

(рис. 52Н). Карпоспорофит производит диплоидные карпоспоры. Они покидают карпоспорофит и прорастают в ползучие нити от которых вертикально отходят разветвленные нити совсем иного внешнего вида (рис. 52В) чем батрахоспермум. Эта стадия была описана как особый род шантранзия (*Chantransia*). Она может размножаться моноспорами. Шантранзия-стадия – диплоидный спорофит. При благоприятных условиях из верхушечных клеток шантранзии развивается гаплоидный гаметофит батрахиоспермума. Мейоз происходит без образования мейоспор в отдельных клетках нити шантранзии. Эти гаплоидные клетки и дают начало ветвящимся гаметофитам (рис. 52А,Б).

В цикле развития батрахиоспермума имеется трехчленный гетероморфный и гетерофазный цикл развития. Эти три члена остаются связанными друг с другом:

1. Диплоидный шантранзия-спорофит (проросток).
2. Мутовчатый гаплоидный гаметофит.
3. Диплоидный карпоспорофит.

Развитие этих трех генераций совершается на одном гаплоидном вегетативном талломе.

Rhodochorton ivestiens – красная водоросль эпифитно живущая на видах батрахиоспермума, в цикле развития формирует три стадии: гаметофит, объединенный с карпоспорофитом и самостоятельно живущий тетроспорофит. Близкородственная морская водоросль *Rhodochorton purpureum* – гапобионт с двумя сменяющимися друг друга генерациями. Здесь карпоспорфитная генерация выпадает и оплодотворенный карпогон прямо прорастает в тетраспорофит, который и срастается с гаметофитом. Тетраспорофит одинаковый по форме с гаметофитом.

Другие пресноводные водоросли этого порядка – виды рода леманея (*Lemanea*). Таллом в виде неветвящихся нитей темно-фиолетового или оливково-бурого цвета, высотой 10-15 см. Род немалион (*Nemalion*) обитает в морях. Талломы его построены по многоосевому типу.

Порядок Cryptonemiales – Криптонемиевые. Ауксиллярные клетки развиваются до оплодотворения на особых пучках ветвей, расположенных не вблизи карпогона. У семейства коралли-

новых, рода кораллина (*Corallina*, рис. 53А), литотамнион (*Lithothamnion*) стенки клеток инкрустированы карбонатом кальция, очень прочные. Водоросли по облику напоминают живые кораллы.

Из карпогона после оплодотворения растут к ауксилярным клеткам ообластемные нити (рис. 51). После слияния ауксилярной клетки с клеткой ообластемной нити и перехода диплоидного ядра нити в ауксилярную клетку возникает гонимобласт (карпоспорангий). Совокупность гонимобластов с карпоспорами формирует карпоспорофит. Диплоидные карпоспоры прорастают в тетраспорофит, производящий только органы бесполого размножения – тетраспорангии. Таким образом, у криптонемиевых имеется трехстадийная смена генераций, усложненная диплоидным тетроспорофитом.

Порядок Gigartinales – Гигартиниевые. Ауксилярные клетки образуются из обычных клеток многоосевого таллома.

Порядок Rhodymeniales – Родимениевые. Ауксилярные клетки образуются из дочерней клетки карпогона. После оплодотворения развивается цистокарп. Представителем является атлантическая водоросль родимения (*Rhodymenia*) с листовидным талломом. Цикл воспроизведения трехстадийный гапло-диплоидный.

Порядок Ceraminales – Церамиевые. Ауксилярные клетки образуются после оплодотворения карпогона из несущей клетки, т.е. в непосредственной близости от карпогона. Ообластемных нитей нет. Цистокарп возникает как и у родимениевых.

Простейшие представители, например род каллитамнион (*Callithamnion*), имеют вид ветвящихся кустиков (рис. 53Б). У более высокоорганизованных форм талломы имеют сложное строение. Например, у рода делессерия (*Delesseria*) таллом в виде ярко-красных “листьев” с перистым жилкованием (рис. 53В). Листовидные части делессерии имеют боковые и среднюю жилки, возникающие из базальной части таллома. Осенью пластинки листьев гибнут, но главная жилка сохраняется как ось; весной она формирует новый лист.

В южных и северных морях широко распространен род полисифония (*Polysiphonia*). Таллом в виде разветвленного тем-

но-малинового кустика, ветви которого заканчиваются верхушечной клеткой, которая отчлсняет сегменты (рис. 53Г). На некотором расстоянии эти сегменты последовательно делятся продольными перегородками, в результате чего от центральной клетки отчленяется ряд периферических клеток. Таким образом центральный сифон окружен периферическими коровыми клетками. Жизненный цикл протекает по основной схеме – трехстадийный гапло-диплоидный.

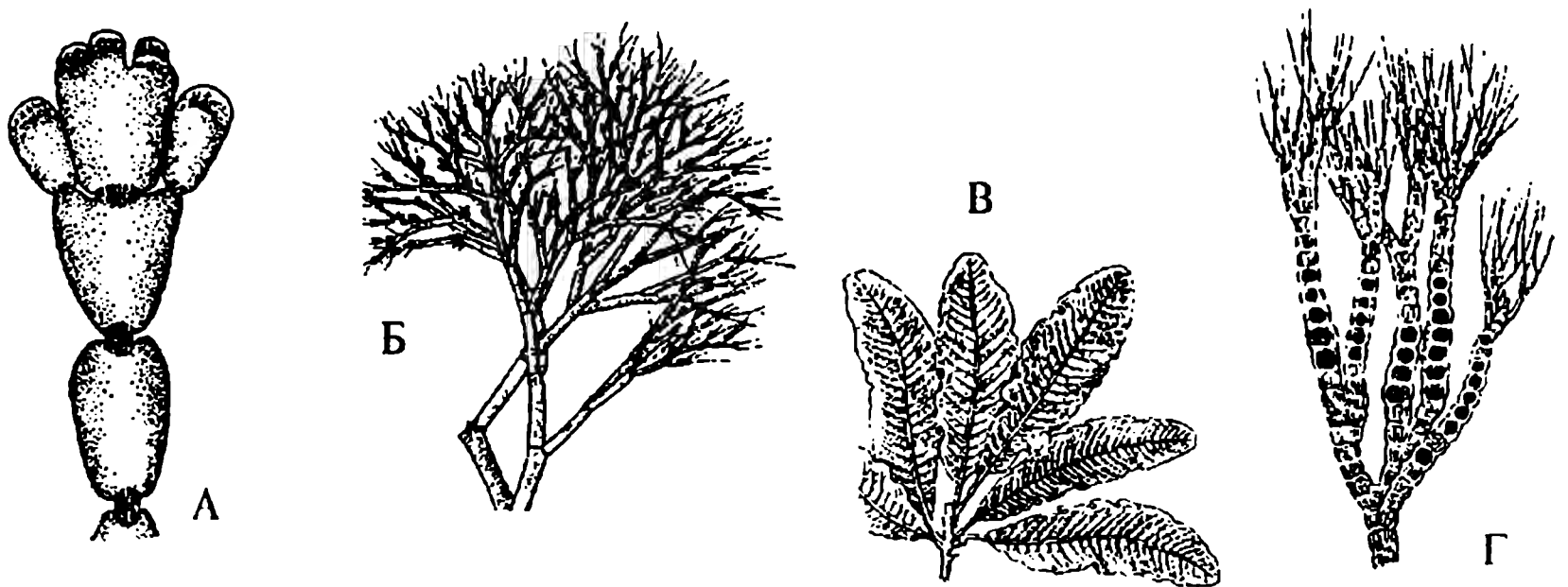


Рис. 53. Порядок Криптонемиевые.

А – *Corallina*. Б – *Callithamnion*. В – *Delesseria*. Г – *Polysiphonia*.

Филогения. Красные водоросли являются одной из древнейших групп эукариотических водорослей. Достоверные ископаемые остатки описаны из нижнего силура, однако они должны были появиться раньше, так как силурские формы относятся к высокоорганизованным представителям.

Происхождение красных водорослей еще не ясно. Из-за совпадения расположения тиллакоидов и наличия фикобилинов предполагали их родство с цианеями. Но между прокариотическими цианеями и эукариотическими водорослями возникает большая пропасть. Сходство пигментного состава могло возникнуть вследствие развития этих групп в сходных экологических условиях.

Из двух классов красных водорослей бангиевые наиболее примитивные. Таллом – одноосевой, рост его интеркалярный, карпогон еще не имеет трихогины и он мало отличается от вегетативных клеток.

Эволюция в пределах класса флоридей проходила по пути усложнения строения таллома и цикла развития. Сформировался многоосевой таллом, карпогон с трихогиной и цикл развития трехстадийный, гапло-диплоидный. Из класса флоридей наиболее простой порядок Немалионовые, у которых нет ауксилярных клеток, а карпоспорангии (гонимобласты) развиваются из брюшка оплодотворенного карпогона. Крптомиевые представляют следующий шаг в эволюции. Они имеют много ауксилярных клеток, что способствует увеличению продукции карпоспор. Наивысшей ступени эволюции достигли родимениевые и церамиевые. У родимениевых ауксилярные клетки возникают до оплодотворения, а у церамиевых – после оплодотворения.

Практическое значение. Из красных водорослей получают студенистое вещество агар-агар, применяемое для твердых питательных сред микроорганизмов в микробиологической практике, в фармацевтической, пищевой промышленности. Япония ежегодно получает 2000 т агар-агара. Некоторые водоросли используют в пищу, например порфиру. Как ценную пищевую водоросль порфиру в Японии культивируют на специальных висячих в морской воде сетках.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Прокариотические и эукариотические водоросли встречаются почти во всех средах жизни или биотопах Земли, но большинство живут в воде, где как фитопланктон взвешены в воде, или как фитобентос, прикреплены к камням, скалам или песку. Ежегодно фотоавтотрофные водоросли океана дают $0,6 \times 10^{11}$ т кислорода. Различают фитопланктон и фитобентос морей и пресных водоемов.

Фитопланктон морей в первую очередь формируют диатомовые и динофитовые (перидинеи) водоросли, а также мельчайшие гаптофитовые (кокколитофоровые) и хризифитовые (силикофлагелляты). Представители двух последних назван-

ных групп не улавливаются планктонными сетками и могут быть добыты только путем центрофугирования. Они образуют *нанопланктон*.

Большая плотность фитопланктона (до 100 000 клеток на литр воды) отмечена в хорошо освещенном слое воды. В 1 литре воды, взятом с поверхности в Атлантическом океане, установлено 32 000 динофитовых, 1600 диатомовых и 54 000 кокколитофоровых клеток водорослей. В Мировом океане выделяют эвфотическую зону глубиной до 100 м. В этой зоне численность фитопланктона постепенно снижается в направлении от поверхности океана в глубину. Ниже 100 м численность фитопланктона резко падает. На большой глубине (4000–5000 м) еще находятся кокколитофоровые и “оливково-зеленые” клетки, систематическая принадлежность которых до сих пор еще не ясна.

Большую плотность фитопланктона мы встречаем в холодных морях и в области холодных морских течений (районы апвеллинга). Высокую плотность фитопланктона обуславливают здесь обилие азотных и фосфорных соединений (биогенных элементов). Эти вещества накапливаются в придонных слоях. Апвеллинг поднимает на поверхность придонную воду, богатую биогенными соединениями. Постоянный и мощный апвеллинг проявляется у западных окраин материков. В холодных областях (Арктика, Антарктика) происходит естественное перемешивание верхних охлажденных слоев с нижележащими.

Пассивно плавающий в воде планктон б.м. медленно опускался бы в глубокие слои, если бы не специфический вес клеток и активное движение, регулируемое жгутиками. Кроме того, многие планктонные организмы имеют различные парашютные приспособления, увеличивающие поверхность соприкосновения с водой. В качестве запасных веществ накапливаются масла, уменьшающие удельный вес клетки. Наблюдение показывают, что активно плавающих планктонных водорослей в теплых морях больше чем в холодных.

Минеральный скелет планктонных водорослей седиментируется на дне моря. При этом известковые скелеты ниже 4000–

5000 м глубины будут растворяться; на большой глубине в морском седиментате мы находим только скелеты диатомей, силикофлагеллят и животных – радиолярий. На глубине 2000–3000 м откладываются известковые скелеты кокколитофорных и др.; за 1000 лет может отложиться слой в 1,5 см.

В морях **фитобентос** состоит преимущественно из бурых и красных водорослей. Многие с помощью ризоидов прочно прикрепляются к скалам, камням. Подвижный субстрат (песок, ил) используют очень немногие рода (например, кутлерия). Бентосные водоросли распространены от зоны прилива и до глубины 180 м (отдельные красные до 268 м) где еще возможен фотосинтез.

В тропических морях водоросли не достигают такой пышности, как в холодных и умеренных зонах. Причины здесь те же, что и для фитопланктона – бедность воды биогенными элементами. В тропических морях наиболее обильно представлены красные, а также термофильные сифоновые водоросли (каулерповые, дазикладиевые, кодиевые, рис. 24). Среди коралловых рифов обильны водоросли (дазикладиевые, литотамнион и др.), дающие известь для строительства кораллов. Бурая водоросль саргассум (рис. 48А) сносится морскими течениями в Саргассово море, где скапливается массами в верхних слоях воды. На 1 км² приходится до 5 т растительной массы.

В умеренно теплых морях, например в Средиземном море, бентос состоит преимущественно из красных (виды литотамниона достигают здесь большого разнообразия) и мелких бурых водорослей. Тропические сифоновые представлены единичными видами. Вследствие различной разногодичной интенсивности света, основное время вегетации водорослей весной происходит вблизи поверхности, летом и осенью – на глубине.

В холодных морях, например в Северном, Баренцевом и других, преобладают по величине и массе бурые водоросли. Время года явно оказывает влияние на многие виды. Так например, красная водоросль делессерия (рис. 53В) к осени теряет свои нежные “листовые пластинки” таллома, так что только средние жилки перезимовывают. Крупные ламинарии (рис. 41Б) ежегодно формируют новый филлоид.

На рис. 54 показано вертикальное распределение водорослей по поясам (зонам) глубин. Виды верхней зоны (такие, как бангия, порфира, фукус) выдерживают температуру воды до -20°C , в то время как никогда не высыхающие жители глубоких зон (ламинария, делессерия) уже при небольших низких температурах отмирают.

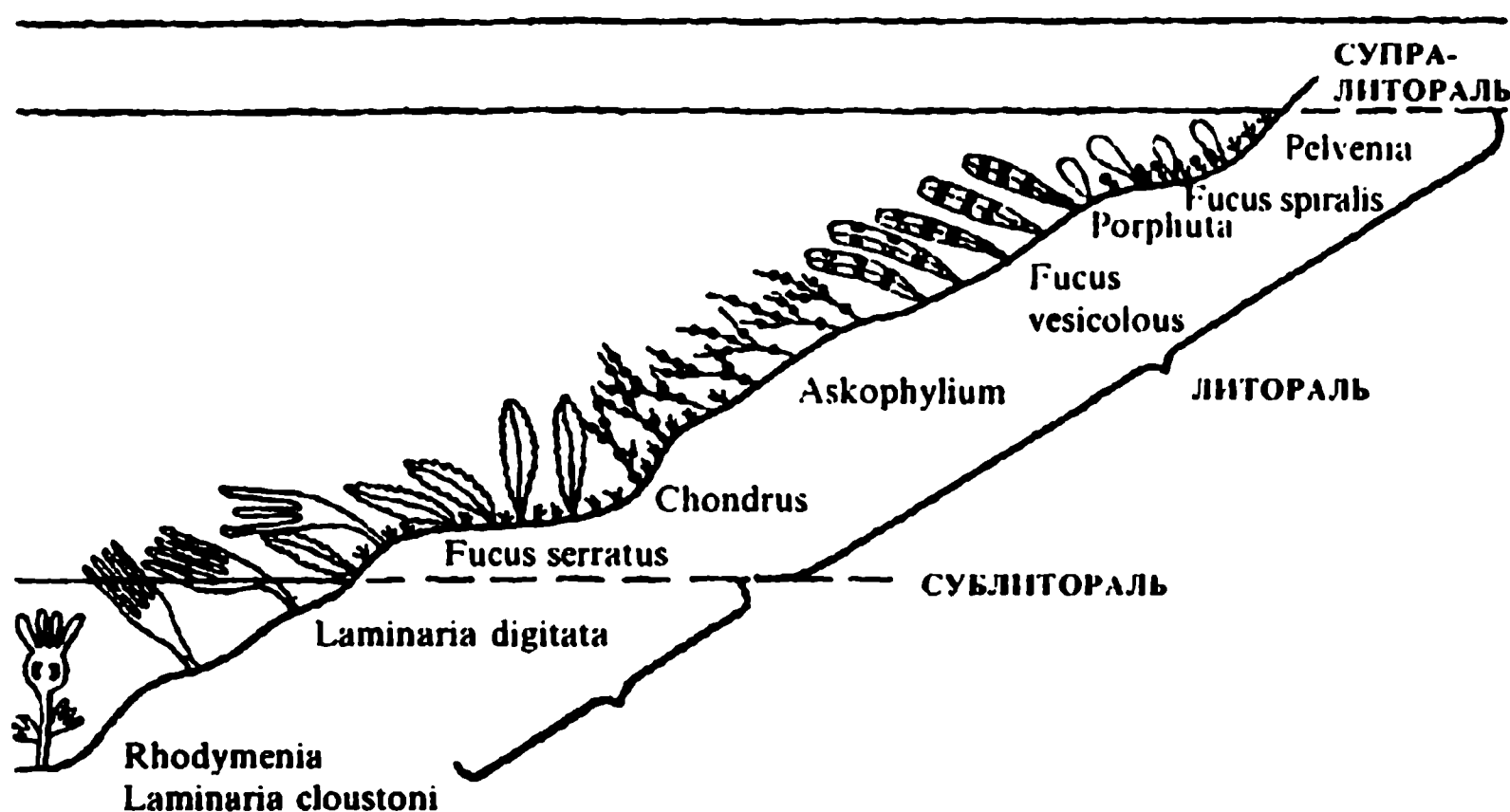


Рис. 54. Схема зонального распределения водорослей в прибрежной части шельфа Атлантического океана в Европе (по В. Чэпману).

Хотя холодные моря бедны видами, бурые здесь достигают очень высокого разнообразия и развития. Не только названные ранее макроцистис, лессония и нереоцистис (рис. 41), но и все ламинариевые, а также фукусовые. Они не уступают по размеру своих вегетативных тел крупным сухопутным растениям.

Загрязнение и содержание питательных веществ обуславливает у водорослей морского бентоса различное распространение. Например, ульва растет только в очень богатых питательными веществами водах, падина – в умеренно богатых питательными веществами, саргассум и фукус – в бедных питательными веществами морских водах.

Чуть ниже устья крупных рек, впадающих в моря, между морской и пресной водой находится промежуточная зона. Здесь благодаря приливам и отливам, или благодаря мелково-

дью и прибоем пресная и соленая вода перемешиваются. В этой зоне формируется специфическая альгофлора планктона и бентоса (например, широко представлены харовые водоросли).

В большинстве морей прибрежная часть шельфа периодически оказывается затопленной во время прилива и свободна от воды во время максимального отлива. Эту прибрежную часть шельфа разделяют на три зоны (рис. 54), для каждой из них характерны определенные группы водорослей.

Супралитераль – зона, которая никогда не заливается водой, а лишь орошается брызгами прибоя. Здесь экстремальные условия для жизни водорослей: сильное облучение солнечным светом, колебания температуры и влажности. На скалах и песках в этих условиях растут цианеи, а в нижней части зоны нитчатые зеленые водоросли улотрикс, кладофора, коричнево-красные пятна бангии.

Литораль или *эвлитораль* – периодически затопляемая приливами зона. Занимает полосу от высшего уровня прилива до низшего уровня отлива. Высота прилива во внутренних морях несколько сантиметров, а в открытых – несколько метров. Здесь в верхней части зоны растут мелкие бурые и красные водоросли. Среднюю и нижнюю части населяют крупные виды фукуса, аскофиллума, красные водоросли порфира, керамиум и др., а также зеленые – ульва, моностромма, кладофора.

Сублитераль находится ниже литерали, всегда под водой и простирается до глубины 40 м. В верхней части сублитерали на глубине 7–12 м распространены ламинарии сахарная, пальчато-рассеченная, северная, образующие подводные луга. Здесь же встречаются алария, хорда и др. Многочисленны красные водоросли – кораллина, делессерия, полисифония и др. На глубине 7–8 м живут некоторые зеленые: кодиум, каулерпа, бриопсис, но преимущественно в теплых морях.

Фитопланктон пресных водоемов. В пресных водоемах состав фитопланктона также зависит от наличия питательных веществ в воде; в богатых питательными веществами водах (эвтрофные водоемы) органические вещества могут поглощать миксотрофные водоросли. В умеренном климате температура воды в различное время года изменяется, как изменяется

интенсивность излучения, рН-среды и т.д., вследствие чего наблюдается и изменение в составе фитопланктона. В пресных водах водоросли живут в более широком диапазоне температур чем в морях. Водоросли, приспособившиеся жить при крайне низких температурах, образуют особую группировку – *криофитон*. Они развиваются на поверхности льда и при интенсивном размножении нередко придают субстрату красную, буровато-желтую или желто-зеленую окраску. В настоящее время известно около 100 видов криофильных водорослей. Среди них встречаются зеленые, диатомовые и цианеи. Площадь окрашенного льда или снега может занимать несколько квадратных километров. В то же время отдельные виды могут жить в горячей воде. Некоторые диатомеи обитают в горячих источниках с температурой до $+54^{\circ}\text{C}$, а цианеи могут развиваться при температуре $+75^{\circ}\text{C}$.

В последнее время в составе фитопланктона стали выделять экологическую группировку – *нейстон*. Нейстон – сообщество водорослей обитающих у поверхности воды. К нему принадлежат все одноклеточные водоросли, например виды рода *эвглены* и *хромулины*. Отдельные виды хромулины (*Chromulina rosanoffii*) образуют на поверхности воды золотистые пленки – “золотая водоросль”. На 1 м^2 приходится до 40 000 клеток. На верхней поверхности пленки воды живет *эпинейстон*, а на нижней поверхности пленки – *гипонейстон*.

С усилением эвтрофикации пресных вод наблюдается прирост биомассы водорослей. На дне откладывается гниющий ил. Даже в бедных биогенными веществами водах в результате смыва удобрений с полей происходит сильное загрязнение водоемов питательными веществами.

Водоросли, используя в процессе жизнедеятельности разнообразные группы растворенных в воде веществ, способствуют самоочищению водоемов. Насыщая кислородом воду, в процессе фотосинтеза, они прямо или косвенно содействуют минерализации органических веществ и усиливают окислительные процессы. Эукариотические и прокариотические водоросли совместно с бактериями и грибами осуществляют биологическую очистку воды.

Вода очищается поэтапно. Степень загрязнения воды или

качество воды можно оценить по составу водорослей и других организмов, т.е. водоросли – биологические индикаторы качества воды. Различают несколько зон, отличающихся степенью загрязнения. Обычно выделяют 4 зоны, каждая соответствует одному из 4 классов качества воды, которые обозначаются цифрами от I до IV

Сильное загрязнение – полисапробная зона (IV класс качества). Здесь из-за недостатка кислорода преобладают процессы гниения. В экстремальных жизненных условиях полисапробной зоны происходит массовое развитие бактерий и цианей из родов спиролина (*Spirulina*) и анабена (*Anabaena*). Отсутствуют хлорофиллоносные эукариотические водоросли и высшие водные растения. Виды эвглены встречаются единично, как исключение. Часто встречаются бесцветные гетеротрофные виды рода политома (*Polytoma*)

В еще сильно загрязненных водах альфа-мезосапробной зоны (III класс качества) начинаются бурные окислительные процессы. Благодаря массовому развитию хлорофиллосодержащих водорослей содержание кислорода в воде днем возрастает, а ночью падает. Здесь еще большое число бактерий, но наряду с ними массово развиваются цианеи, а также зеленые и диатомовые водоросли. Единично появляются высшие растения. Из цианей здесь индикаторами являются различные виды осциллятории (*Oscillatoria*) и формидиума (*Phormidium*); из диатомовых стефанодискус (*Stephanodiscus*), из конъюгат – *Closterium beibleinii*, *Cosmarium borytis*; среди прочих зеленых рода *Chlamydomonas*, *Gonium*.

Умеренно загрязненные воды – бета-мезосапробная зона (II класс качества) характеризуются дальнейшим прогрессивным восстановительным процессом самоочищения. Кислородного голодания нет или оно очень незначительно. В этой зоне происходит значительное сокращение числа бактерий. Возникает большое число разнообразных диатомовых и зеленых водорослей. Среди диатомей встречаются различные виды рода мелозира (*Melosira*), астерионелла (*Asterionella*) и др.; среди золотистых – синура (*Synura*). Зеленые водоросли представлены родами педиаструм (*Pediastrum*), сценедесмус

(*Scenedesmus*), хетофора (*Chaetophora*) и эдогониум (*Oedogonium*). Десмидиевые представлены различными видами рода кластериум (*Closterium*). Из цианей характерны: *Anabaena flos-aquae*, *Aphanizomenon flos-aquae*; характерны также виды рода носток (*Nostoc*).

Не загрязненная вода отнесена к олигосапробной зоне (I класс качества). В этой зоне вода никогда не цветет, насыщена кислородом. Если в такую воду прямо из реки попадает загрязненная вода, то окислительные процессы идут активно и она быстро очищается. Бактерий здесь почти нет или они в незначительных количествах. Диатомовые водоросли представлены здесь родами (*Surirella*, *Meridion*); зеленые – *Ulothrix*, *Cladophora glomerata*, *Vaucheria*, *Spirogyra fluvia*, а также различными видами десмидиевых (*Euastrum*, *Staurastrum*, *Micrasterias*). В этих водах типичны пресноводные красные водоросли, как батрахоспермум четковидный (*Batrachospermum moniliforme*), леманея кольцевая (*Lemanea annulata*).

Для оценки качества воды большое значение имеет перифитон. Перифитон – это экологическая группировка водорослей, обитающих на подводных субстратах: камнях, корягах, крупных водных растениях, свайных сооружениях мостов и т.д. Видовой состав перифитона отражает качество воды данного пункта а не занесен случайно из других мест, как это может быть с фитопланктоном. Он показывает среднее качество воды господствующее в данном водоеме.

Немногие водоросли живут вне воды. Прежде всего это водоросли, обитающие на стволах деревьев и теневой стороне скал (например, виды рода плеврококк и трентеполия, рис. 29), многие виды цианей. Очень часто они поселяются на листьях деревьев в тропических лесах. Обычны водоросли и на известковых скалах, нередко проникают внутрь камней, на глубину несколько миллиметров. К наземному образу жизни приспособлена зеленая водоросль фричиелла (рис. 20).

Широко распространены, но еще мало изучены почвенные водоросли. Сообщество водорослей в почве называют *фитоздафом*. Почвенные водоросли обитают на почве и в ее поверхностном слое толщиной в несколько сантиметров, а

далее в глубину число их резко уменьшается. На поверхности почвы водоросли живут как автотрофы, в почве они переходят на сапрофитный способ питания. Кроме цианей в почве живут различные зеленые, желто-зеленые и диатомовые. В 1 г почвы верхнего слоя насчитывается до 100 000 клеток водорослей.

Важную роль играют различные водоросли как симбионты. Они вступают в симбиоз с грибами, образуя лишайники, а также с высшими растениями (мхами, саговниками). Широко распространен внутриклеточный симбиоз. В качестве симбионтов водоросли соединяются с одноклеточными и многоклеточными животными (инфузориями, радиоляриями, гидрами, губками и др.). Обычно это простейшие зеленые или пиррофитовые водоросли, их называют зоохлореллы или зооксантеллы. Цианей внутриклеточно вступают в симбиоз с простейшими и другими организмами. Комплекс из двух таких организмов называют цианомом, а водоросль в нем – цианеллой.

Большое значение имеют водоросли как образователи осадочных горных пород: опок, трепелов, мергелей, мела и др.

Прокариотические и эукариотические водоросли преимущественно фотоавтотрофные организмы. Лишь немногие формы являются *миксотрофами* и *гетеротрофами*. Миксотрофию проявляют фотоавтотрофные организмы при большом содержании в воде питательных веществ. Гетеротрофные водоросли теряют свои ассимиляционные пигменты и резорбируют органические растворы для своего питания из воды. *Фаготрофные* формы поглощают пищевые частицы, которые воспринимаются пищеварительными вакуолями. В то время как фотоавтотрофные представители – типичные растения, фаготрофные представители, лишенные пигментов, обладают признаками животного образа жизни.

В пределах монадной ступени организации можно обнаружить близкородственные виды, с одной стороны, как растительные автотрофы, а с другой – как животные фаготрофы. Границы между растениями и животными на этих относительно низких уровнях эволюции еще текучи, не совсем четкие.

Глава 5

ЦАРСТВО ГРИБОВ – МΥСОΤΑ ИЛИ FUNGI

Грибы – одна из обширных и процветающих групп живых организмов. В ископаемом состоянии грибы впервые отмечены в силуре, причем все ископаемые остатки грибов удивительно напоминают современные. Известно около 100 тыс. видов грибов. Размеры грибов колеблются от нескольких десятков микрон до 0,5 м.

Распространены в воде, на суше, спелых фруктах, хлебе и других субстратах. Многие виды грибов – опасные паразиты растений, некоторые паразитируют на животных и человеке.

Изучением грибов занимается наука микология (от греческого *mykes* – гриб). Основателями современной микологии являются А. де Бари и О. Брефельд. Со времен К.Линнея в систематике растений утвердилось разделение низших растений на водоросли и грибы, но до сих пор грибы изучаются в ботанике. Методы микологии почти ничем не отличаются от методов микробиологии. Большая часть методик (способы выращивания, стерилизации и т.д.) очень сходны.

Грибы – это гетеротрофные, эукариотические организмы, вегетативное тело которых представлено мицелием, нередко с плодовым телом. Они имеют жесткую клеточную стенку, не способны передвигаться как животные. Имея жесткую клеточную стенку грибы, как и растения, получают питательные вещества путем абсорбции из неконцентрированных почвенных растворов. Но среди грибов много паразитов, получающих питательные вещества из тела растения-хозяина. Если у растений стенка клетки состоит из целлюлозы, то у большинства грибов она состоит из хитина.

У грибов митоз и мейоз протекает иначе чем у растений и животных. Ядерная оболочка, как правило, не исчезает, а лишь перетягивается между дочерними ядрами. Центриоли у грибов отсутствуют. Этот набор признаков оправдывает выделение грибов в самостоятельное царство.

В настоящее время существуют различные подходы к разделению царства грибов на отделы. Большинство микологов в конце XIX века и первой половине XX столетия при построении филогенетической системы грибов принимали во внимание строение вегетативного тела гриба (мицелия), органов размножения и зооспор, форму полового процесса и делили отдел на ряд классов. Современные микологи признают, что в эволюции грибов на основе строения зооспор и гамет можно выделить три основных ствола: один с одножгутиковыми зооспорами и гаметами; второй – с двухжгутиковыми зооспорами; третий ствол – со спорами и гаметами без жгутиков.

Царство грибов – *Mycota* разделяют на два подцарства.

Подцарство Слизивики, или Слизивые грибы – Muxobionta, включает три отдела: 1. *Acrasiomycota* – Клеточные слизивики. 2. *Muxomycota* – Плазмодиальные слизивики. 3. *Plasmodiophoromycota* – Плазмодиофоровые.

Подцарство Muxobionta – Настоящие грибы. В нем выделяют 2 отдела: 1. *Oomycota* – Оомикота, водные грибы, или водные плесени; 2. *Eumycota* – Собственно грибы.

Отдел **Оомикота** представлен одним классом – *Oomycetes*. (Для названия класса используют суффикс – *mycetes*, а для отдела – *mycota*; оба суффиксы были приняты на международном ботаническом конгрессе в 1950 году).

Отдел **Eumycota** представлен 5 классами: 1. *Chytridionmycetes* – Хитридиевые; 2. *Zygomycetes* – Зигомицеты; 3. *Ascomycetes* – Аскомицеты; 4. *Basidiomycetes* – Базидиомицеты; 5. *Deuteromycetes (Fungi imperfecti)* – Дейтеромицеты или Несовершенные грибы. Эта система, как будет показано далее, отражает современные знания о происхождении и эволюции грибов.

ПОДЦАРСТВО МУХОВИОНТА – СЛИЗИВИКИ, ИЛИ СЛИЗЕВЫЕ ГРИБЫ

В этом подцарстве объединены организмы, у которых вегетативное тело представлено подвижной плазменной массой с большим количеством ядер, реже – в виде одноядерного или многоядерного амебоида без клеточной стенки. Плазмодий представляет собой вегетативное состояние в жизненном цик-

ле. В дальнейшем плазмодий переходит к спороношению и формирует массу спор, которые прорастают либо в бесжгутиковые амебоидные, либо в жгутиковые клетки. Из них и возникает новый плазмодий двумя способами. В первом случае амебоидные клетки (миксамебы) сползаются в плазменное скопление без потери своей индивидуальности, т.е. не сливаются друг с другом. Так возникает агрегация из отдельных клеток. Во втором случае миксамебы сливаются друг с другом и образуют диплоидный, многоядерный плазмодий. Возможен и третий способ – бесполое возникновение плазмодия из яйцеклетки путем деления ядра, но без деления клетки.

Плазмодий на 70–75% состоит из воды и на 25–30% из белка. В качестве запасного вещества откладывается гликоген. При неблагоприятных условиях, сухости субстрата, низких температурах плазмодий может превратиться в уплотненную твердую массу – склероций. Склероций долго сохраняет жизнеспособность и в благоприятных условиях снова превращается в плазмодий.

Во внешнем облике и образе жизни слизивиков имеются общие признаки с простейшими животными, от которых они отличаются плодовыми телами и спороношением. Совпадение с простейшими проявляется и в способе питания. Они не имеют пластид. Слизивики – гетеротрофы, большинство форм питаются как животные – фаготрофно, захватывая твердые частицы пищи, а также живых бактерий, жгутиковых, амёб, мицелий и споры грибов.

Тело слизивиков в вегетативном состоянии подвижно и лишено клеточной стенки. Это сходство с простейшими побуждало многих исследователей слизивики под названием *Muscto* относить к царству животных. Принимая во внимание текучесть границ между растениями, грибами и животными на низших ступенях эволюции можно вести дискуссию о принадлежности слизивиков к животным или грибам. Важно осознание того факта, что слизивики не являются грибами в узком смысле, а примыкают к ним как ветвь родственного ствола.

Бесполое размножение происходит спорами, возникающими в особых плодовых телах (рис. 58). Такие плодовые тела

характерны для сапрофитов. У эндопаразитических форм плодовые тела отсутствуют. Жгутиковые стадии с двумя гладкими, в большинстве неравной длины жгутиками, редко один жгутик может быть редуцирован.

В подцарстве выделяют три отдела. Однако родственные отношения между отделами не прямые.

Отдел Acrasiomycota – Клеточные слизивики. В этом отделе с одним классом *Acrasiomycetes* миксамебы образуют агрегативный плазмодий, называемый псевдоплазмодием (рис. 56).

Жгутиковые стадии, или зооспоры, отсутствуют. Стенка клеток состоит из целлюлозы.

Рассмотрим жизненный цикл клеточных слизивиков. В фазе бесполого размножения амебы делятся, когда достаточно питания. Способ питания фаготрофный, поглощаются преимущественно бактерии. Когда питания не хватает, в центре псевдоплазмодия возникает центр агрегации (рис. 55 Б). В этот центр сползаются миксамебы, но не сливаются друг с другом. В центр они привлекаются хемотаксически с помощью акразина, который возникает из клеточных стенок миксамеб, благодаря ферменту акразиказы. Псевдоплазмодий в этой фазе уже не движется по субстрату, а проходит фазу колоновидного образования, но амебы сохраняют свою индивидуальность. Затем формируется плодовое тело с ножкой. В нем амебы переходят в состояние покоя, окружаются прочной стенкой и образуют крепкую ножку. Благодаря прибавлению амеб ствол снизу удлиняется. Поток амеб вверх приводит к образованию собственно спорангия (рис. 55 Е). В спорангии периферические клетки образуют кору, внутренние амебы округляются в гаплоидные споры (цисты). Затем кора и ножка разрушаются, и споры прорастают в миксамебы.

Половое размножение происходит путем копуляции амеб в диплоидную мегацисту и вслед за этим происходит мейоз. Долгое время считали, что клеточные слизивики не размножаются половым путем. Сегодня установлено, по крайней мере в роде *Polysphondylium* – полисфондилиум, что половое размножение имеет место. Многие акразиевые хорошо развиваются в культуре. Например, *Dictyostelium discoideum* прохо-

дит цикл развития за 3–4 суток, если его посеять на анаризированном отваре сена с кишечной палочкой.

Отдел Мухомycota – Миксомицеты. Плазмодий возникает благодаря слиянию зооспор или миксамеб или же развивается из яйцеклетки без полового процесса. Стенка клеток, она имеется в определенной жизненной стадии, построена из галактозы и целлюлозы. В жизненном цикле появляются жгутиковые стадии. В составе отдела выделяют три класса.

Класс Мухsomycetes – Миксомицеты. Вегетативная фаза представлена диплоидным, многоядерным, слившимся плазмодием (рис. 56) с фаготрофным способом питания. Из плазмодия развивается плодовое тело, при этом часть плазмодия затвердевает и дает характерную структуру, в то время как другая часть, содержащая клеточные ядра, превращается в мейоспоры. Мейоспоры имеют две клеточных стенки, внутренняя содержит целлюлозу, наружная – хитин. Как запасное вещество образуется гликоген. Плазмодий миксомицетов и их плодовые тела разнообразно окрашены в ярко-желтый, розовый, фиолетовый или почти черный цвет. Окраска плазмодия для слизивика постоянна, но ее интенсивность зависит от условий среды. Размеры плазмодия от нескольких миллиметров до десятков сантиметров в диаметре.

Жизненный цикл. Споры прорастают в воде или на влажном субстрате. Способность к прорастанию споры сохраняют долго. Так, споры из гербарных проб прорастали через 70 лет. Проросшие споры – одноядерные, голые, амeboидные или с двумя жгутиками (рис 57). Когда теряют жгутики, они превращаются в миксамеб. Миксамебы и зооспоры размножаются путем деления. Они могут сливаться друг с другом, образуя амeboзиготы, в которых ядра тоже сливаются (сначала плазмогамия, а затем кариогамия). Диплоидное образование в результате митотического деления ядра развивается в многоядерный плазмодий. Деление всех ядер плазмодия происходит синхронно. Плазмодий активно движется в направлении источников пищи, т.е. обладает положительным трофотаксисом. Он также движется в направлении влажных мест (положительный гидротаксис). Скорость движения 0,1–0,4 мм/мин.

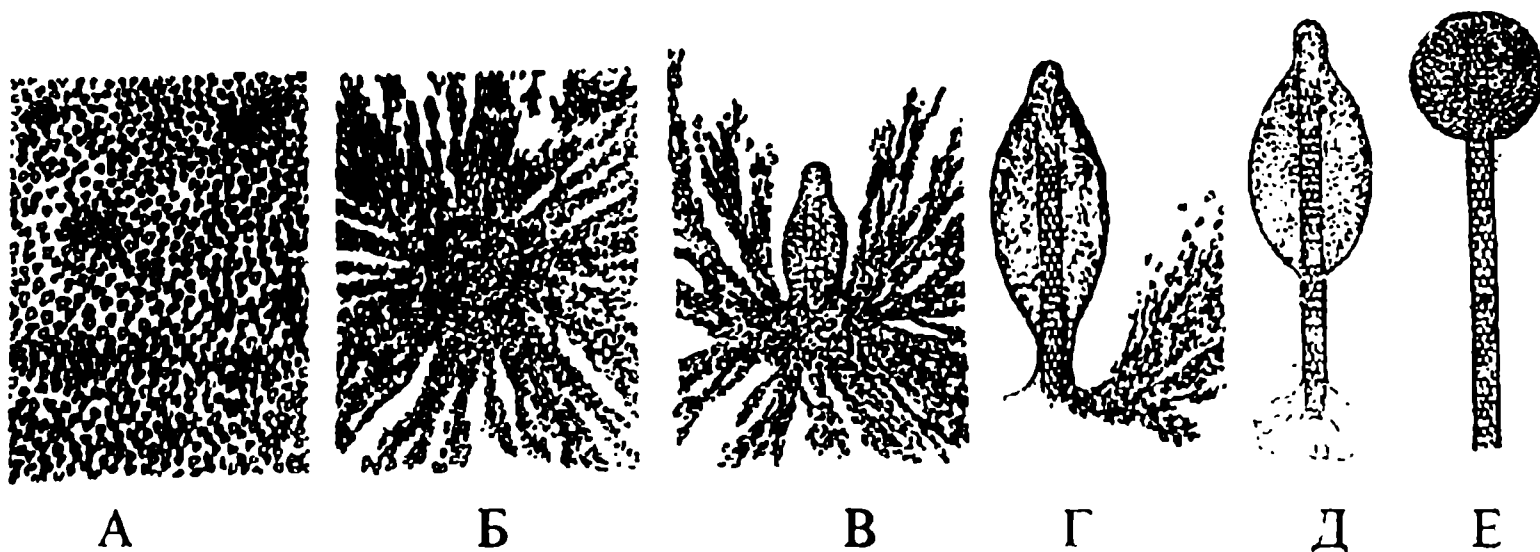


Рис. 55. Развитие спорангия у слизевика *Dictyostelium mucoroides*.

А — псевдоплазмодий из одноклеточных миксамеб. Б — возникновение агрегационного центра. С — сползание миксамеб в полую ножку и формирование спорангия.

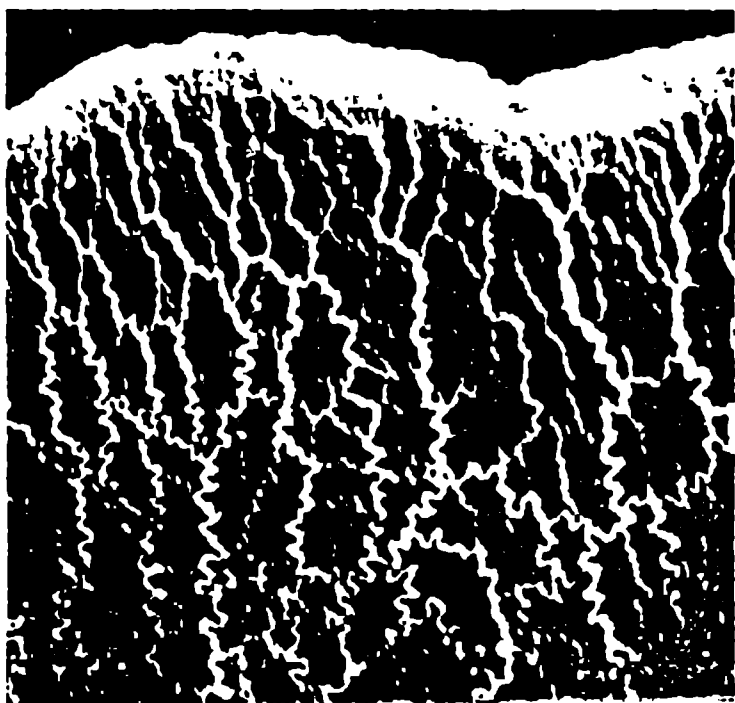


Рис. 56. Миксомицеты.

Край плазмодия *Badhamia urticularis*.

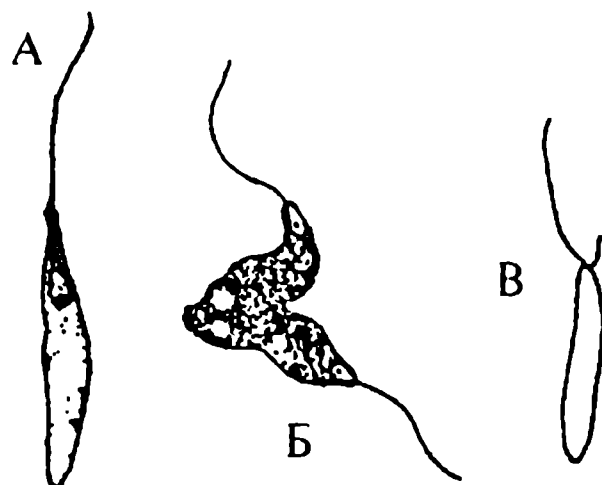


Рис. 57. Зооспоры.

А и В — короткий жгутик не заметен. Б — копуляция зооспор.

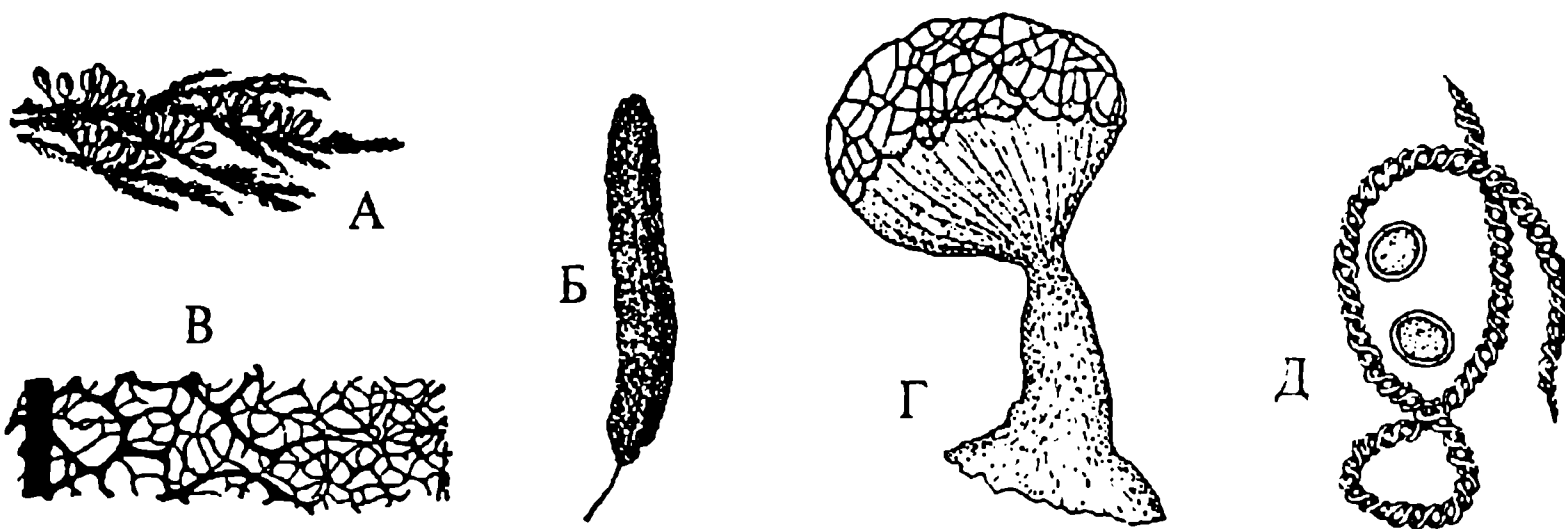


Рис. 58. Миксомицеты.

А — *Leocarpus fragilis*, многочисленные плодовые тела на мхе. Б — *Stemonitis fusca*, плодовое тело. В — *Comatricha typhoides*, часть капиллиция. Г — *Cirb-raria rufa*, плодовое тело. Д — *Trichia varia*, нить капиллиция и споры.

Плазмодий развивается при высокой влажности воздуха в лесной почве, в подстилке, в гниющей древесине, среди мхов и травы. Позднее он выползает с изменением формы и разделением на наружную и нижнюю части. Наружная поверхность плазмодия одета чехлом слизи. Его передний край (рис. 56) состоит из уплотненной плазмы, позади которой расходятся петлевидные тяжи. Образование плодового тела происходит, вероятно, под влиянием внешних условий (истощается субстрат, изменяется температура и т.д.), а может и под влиянием эндогенных факторов. Плазмодий выползает на свет из влажного субстрата, изменяет форму от потери воды и формирует многочисленные плодовые тела.

Плодовые тела расположены группами или одиночно, если крупные (рис. 58), сидячие или на ножках (рис. 58 А,Г). У некоторых слизивиков вначале закладываются отдельные плодовые тела, которые затем сливаются вместе и одеваются одной общей оболочкой. Такие образования называют *эталия-*

Внутри плодового тела в результате редукционного деления формируются гаплоидные споры. Кроме спор формируются и нити, называемые *капиллиции*. Они имеют разнообразное строение: ветвистые, трубчатые и т.д. Эта структура развивается из остатков затвердевшей безъядерной плазмы (рис. 58). При созревании плодового тела оно вскрывается и споры с помощью капиллиция выбрасываются наружу. В жизненном цикле гаплоидны миксамебы. Диплоидную фазу представляет плазмодий с диплоидными ядрами, возникающими при копуляции миксамеб.

Питание плазмодия на одноклеточной стадии происходит фаготрофно, благодаря поглощению бактерий, простейших, спор грибов и т.д. Пищевые частицы попадают в замкнутые пищеварительные вакуоли и энзимически перевариваются. Непереваримые остатки через некоторое время выбрасываются. Отдельные виды живут как сапрофиты на богатых почвах.

Класс миксомицеты объединяет около 500 видов. По строению плодового тела выделяют 6 порядков.

Порядок Ceratiomyxales – Цератомиксовые. Спорообразование происходит экзогенно на поверхности плодового тела

(спорангия), имеющего форму колонны. Споры возникают в результате мейоза. Порядок содержит один род цератомикса. Космополит, живет на мертвой древесине.

Во всех следующих порядках споры возникают эндогенно, внутри плодового тела. Плодовое тело формируется из полусферовидного свода плазмодия, при этом края плазмодия смыкаются, затем верхняя часть изолируется и остается лежать на основном слое плазмодия.

Порядок Liceales – Лицевые. В плодовом теле нет капиллиция и колонки. Рода *Lycogala* – ликогала и *Cribaria* – крибария (рис. 58 Г) – поселяются на древесине хвойных. Ликогала образует на мертвой древесине плодовые тела в виде горошин до 1,5 см в диаметре, кораллово-розового цвета как и плазмодий.

Порядок Echinosteliales – Эхиностеливые. В плодовом теле имеется колонка.

Порядок Trichales – Триховые. Колонка отсутствует. Капиллиций из свободных нитей (рис. 58 Д). Обитают на мертвой древесине. У всех трех порядков (лицевые, эхиностеливые и триховые) споры окрашены в голубой цвет.

Порядок Physareales – Физаревые. Споровая масса черная или фиолетовая до ржаво-красной. На перидии и капиллиции часто виден белый известковый налет, например у рода *Didymium*, виды которого обитают на отмерших листьях. По количеству известных видов первое место занимает род *Physarium* (физариум). Плазмодии его бесцветные либо окрашены в желтые или оранжевые тона. К этому порядку относят рода леокарпус (*Leocarpus*, рис. 58 А), бадхамию (*Badhamia*, рис. 56) и фуляго (*Fulago*).

Порядок Stemoniales – Стемонитовые. Плодовые тела развиваются из гипоталлома, величиной 0,5–2 см. Внутри они с колонкой и капиллицием в виде сеточки. Плазмодий белый или лимонно-желтый. У стемонитиса (рис. 58 Б) плазмодий скучен в виде изящных “перышек”, представляющих собой плодовое тело удлиненной формы с ножкой. Внешние участки нити капиллиция образуют замкнутую сеточку, у рода *Comatrichia* конечные участки нитей капиллиция свободны (рис. 58 В).

Практическое значение миксомицетов невелико. Они широко используются как объекты для физиологических и биохимических исследований, особенно виды рода физариум.

В следующих классах плазмодий возникает без полового процесса прямо из одиночных клеток.

Класс Protosteliomycetes – Протостелиомицеты. Объединяет слизивики с многоядерными, нитевидными плазмодиями, которые образуются из одноядерных безжгутиковых клеток.

Класс Labyrinthulomycetes – Лабиринтуломицеты включает виды, живущие в морской воде на ламинариях или морской траве (*Zostera*) как эндопаразиты. Плазмодий многоклеточный, сетчатый. Возникает благодаря делению двужгутиковых зооспор внутри слизистого покрова.

Отдел Plasmodiophoromycota – Плазмодиофоровые. Этот отдел отличается от обсуждаемых слизивиков, прежде всего, благодаря наличию хитиновых клеточных стенок, а также делением ядра. В метафазе хромосомная масса располагается вертикально к обоим полюсам. Ядро вытягивается так, что возникает крестообразная фигура внутри клеточной мембраны. Плазмодиофоровые можно представить как эндопаразитические потомки миксомицетов с которыми они схожи зооспорами, имеющими 2 жгутика неодинаковой длины. В их жизненном цикле возникает гаплоидный и диплоидный плазмодий.

Типичный представитель единственного класса **Plasmodiophoromycetes** *Plasmodiophora brassicae* – плазмодиофора капустная, возбудитель рака (килы) корней капусты (рис. 59). Корни больного растения имеют уродливый вид: они вздуты, их общая масса составляет около половины общей массы растения. Если разрезать корни, то в некоторых клетках можно увидеть миксамебы или плазмодии паразита.

Рассмотрим жизненный цикл плазмодиофоры. Перезимовавшие, покоящиеся споры паразита прорастают весной в почве в двужгутиковые, гаплоидные зооспоры, которые после сбрасывания своих жгутиков, как миксамебы проникают в корневые волоски молодого растения. Здесь каждая миксамеба образует многоядерный гаплоидный плазмодий (рис. 59).

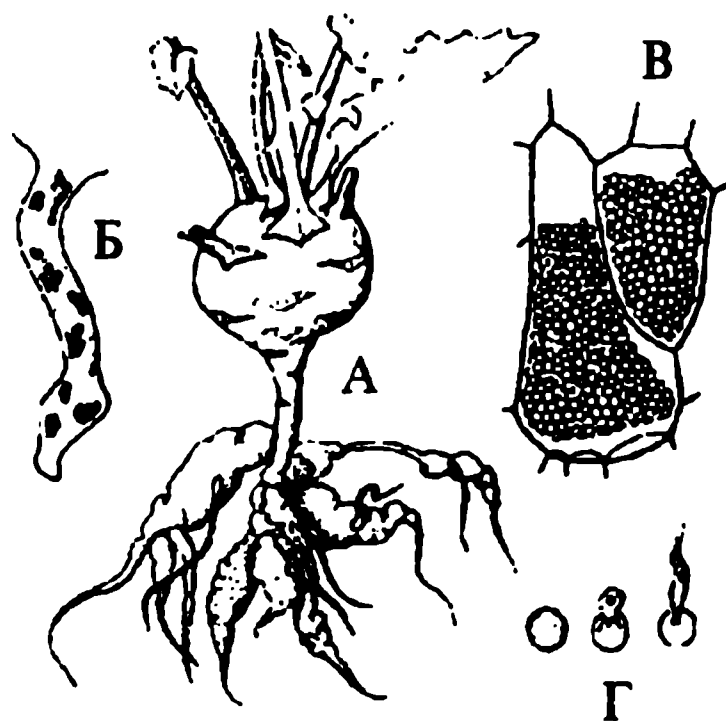


Рис. 59. *Plasmodiophora brassicae*.

А – капуста кольраби с корнями, пораженными плазмодиофорой. Б – плазмодий в корневом волоске. В – клетки коры корня со спорами. Г – прорастание спор.

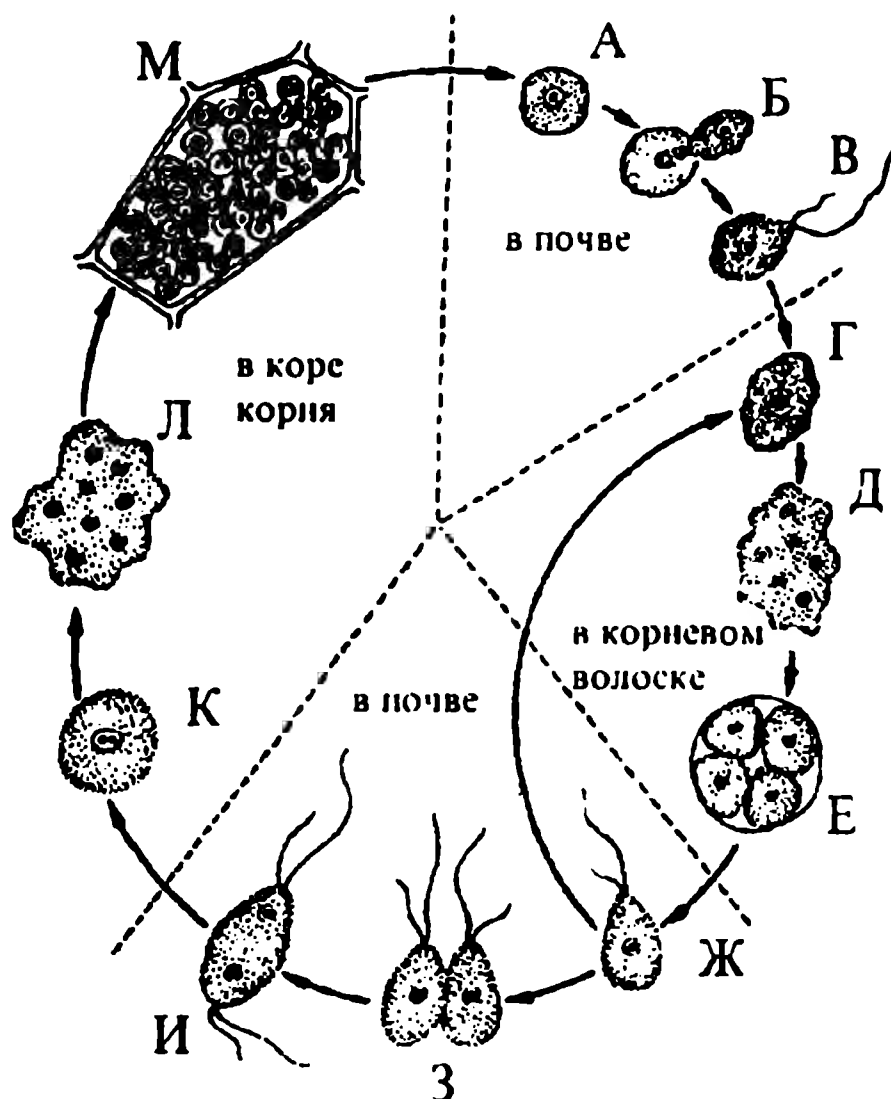


Рис. 60. Жизненный цикл *Plasmodiophora brassicae*.

А–Ж – бесполое. З–М – половое размножение. А – покоящаяся спора, Б – прорастание, В – зооспора, Г – миксамеба, Д – гаплоидный мицелий, Е – летний спорангий, Ж – гаплоидные зооспоры, З – копуляция зооспор, И – плазмोगамия, К – зигота, Л – диплоидный плазмодий, М – покоящиеся споры внутри клетки корня.

Он может делиться на многоядерные части, которые после растворения клетки корневого волоска выходят наружу и быстро инфицируют все растение. Обычно же многоядерный гаплоидный плазмодий в корневых волосках превращается в многоядерный летний спорангий, который после разрушения корневого волоска распадается на большое число зооспор. Зооспоры в почве копулируют друг с другом и подвижная зигота проникает, после сбрасывания жгутиков, в основную кору корня капусты, где прорастает в диплоидный плазмодий (рис. 60Л). Растение-хозяин реагирует на это образование образованием зобовидных вздутий (рис. 59). После мейоза в клетках растения-хозяина возникают покоящиеся, с утолщенными стенками мей-

оспоры, которые с разрушением коры корня после перезимовки, весной снова оказываются в почве.

Многие детали жизненного цикла этого паразита были исследованы М.С.Ворониным (1875). Сейчас установлено, что для успешного прорастания спор и заражения растения необходима высокая влажность воздуха, температура почвы 18–24°C, pH 6,0–6,5. Особенно большой вред плазмодиофора наносит в европейской части России. Она может заражать не только капусту, а примерно 200 видов культурных и дикорастущих видов семейства крестоцветных.

Виды единственного родственного рода полимикса (*Polymyxa*) паразитируют как эндопаразиты на сухопутных и водных растениях, при этом вызывают сходное разрастание органов.

Филогения слизивиков. Слизивики (около 600 видов) стоят в основании исторического ствола гетеротрофных эукариот. Акразиомицеты берут свое начало от амебоидных, в то время как протостелиомицеты и миксомицеты – от бесцветных флагеллят. Не совсем ясно каким был исходный плазмодий у лабиринтуловых и плазмодиофоровых. Вероятно, уменьшение его до одноклеточного и одноядерного связано с эндоклеточным паразитизмом. С другой стороны, все эти отделы и классы примыкают к грибам по ряду признаков. Правда, зооспор с 2 гладкими жгутиками, какие мы встречаем в этом подцарстве, у грибов нет.

ПОДЦАРСТВО НАСТОЯЩИХ ГРИБОВ – МУСОВИОНТА

Грибы – это эукариотические организмы, по способу питания гетеротрофы. Вегетативное тело гриба состоит из массы ветвящихся трубчатых нитей, называемых гифами. Гифы растут только верхушкой, но синтез белков идет по всей длине мицелия, а затем они трансформируются в зону роста течением цитоплазмы. Отдельный гриб за 24 часа может образовать мицелий длиной более 1 м.

Каждая гифа окружена жесткой клеточной стенкой, основным компонентом которой является хитин – азотосодержащий полисахарид. Хитин устойчив к микробному разложению.

У некоторых низших грибов клеточная стенка состоит из целлюлозы. Гифы, не имеющие перегородок, называют несептированными или циноцитными, мицелий соответственно – несептированным или циноцитным. Если гифа разделена на участки, наподобие клеток, то ее называют септированной или членистой, а мицелий – септированным или членистым. Септы разделяют содержимое гифы не на отдельные клетки, а на отдельные отсеки или участки, которые внешне похожи на клетки. В отличие от нормальных клеток растений, образование септ у грибов не связано с делением ядер. В центре септы, как правило, есть пора, через которую протоплазма может перетекать из одного отсека в другой. Септа развивается от стенки гифы к центру. Различают простые септы и простые поры. Но у грибов есть и долипоровые септы (рис. 98Б), имеющие трубчатое расширение у поры, которая с обеих сторон прикрыта поровыми колпачками (парентосомами). В каждом отсеке имеется 1–2 или много ядер, которые располагаются вдоль гифы на более или менее одинаковом расстоянии друг от друга. Отсек производит впечатление клетки.

В цитоплазме расположены органеллы, обычные для клеток гетеротрофных эукариот. Быстрый рост и нитчатое строение грибов обуславливает особый тип взаимоотношений с окружающей средой, не встречающийся у других организмов. Отношение $S:V$ (поверхности к объему) у грибов очень велико, т.е. они контактируют с внешней средой как бактерии. Все участки мицелия активно участвуют в обмене со средой. Отмерших участков нет.

Мицелий у грибов разнообразной формы и размера, часто подвергается различным видоизменениям. У дрожжевых грибов мицелий представлен одиночными, почкующимися клетками. Если они не расходятся, то образуется псевдомицелий. Отдельные примитивные грибы имеют одноклеточный мицелий, иногда лишенный клеточной стенки. От такого мицелия могут отходить нитевидные структуры, лишенные ядер. Такой мицелий называют ризомицелием. Часто гифы грибов соединяются параллельно, образуя тяжи мицелия, выполняющие проводящую функцию. Такие тяжи получили название ри-

зоморф. Ризоморфы могут достигать длины в несколько метров, как, например, у опенка. Другой тип видоизменения мицелия склероций. Склероций – плотные переплетения гиф, служащий для перенесения неблагоприятных условий. Гифы склероция богаты питательными веществами.

У грибов можно различать три уровня морфологической организации мицелия.

1. Вегетативное тело – голый протопласт, паразитирующий внутри клеток растения-хозяина.
2. Несептированный мицелий без плодовых тел.
3. Гифомицелий, септированный с плодовыми телами.

Размножение грибов. Вегетативное размножение грибов осуществляется участками мицелия. Специализированные участки мицелия называют хламидоспорами. Бесполое размножение происходит с помощью зооспор и спор, возникающих не из зиготы, т.е. азиготического происхождения. Такие споры возникают в спорангиях или зооспорангиях – эндогенно (рис. 76А) или же экзогенно – на специализированных гифах мицелия – конидиеносцах (рис. 88А,Б).

Неподвижные споры, развивающиеся в спорангиях, называют спорангиеспорами. Зооспорангии развивают подвижные зооспоры. Они различаются по числу, форме и положению жгутиков. Различают одножгутиковые зооспоры со жгутиком на заднем конце тела, двухжгутиковые грушевидной формы со жгутиками в апикальной части и почковидные со жгутиками, расположенными сбоку (рис. 64Б). Обычно жгутики неодинаковой длины, один из них гладкий, другой – перистый.

Конидиеспоры возникают экзогенно. Они отпочковываются от специализированных клеток конидиеносца – стеригм или фиалидов. Конидиеносцы образуются на мицелии либо одиночно (рис. 88А,Б), либо формируют пучки (коремии) или подушки (спородохии), или же плотные сплетения – ложа. Могут возникать и грушевидные структуры с отверстием на вершине – пикниды (рис. 113). Формирование конидиеспор или конидий идет различными способами. Талломные конидии возникают в результате превращения конидиеносца или гифы в конидиеспору. Увеличение в размерах таких конидий происходит после отделения их септой от конидиогенной клетки мицелия.

Конидия этого типа развивается из целого участка гифы. Вторым типом конидий – бластический. Зачаток конидии заметно увеличивается в размерах до отделения его от фиалиды (конидиогенной) клетки. Конидия возникает из части участка гифы.

Половое размножение грибов. Формы полового процесса у грибов разнообразны. Обычно выделяют три формы: гаметангиогамия, сингамия и соматогамия. При гаметангиогамии происходит слияние гаметангиев, но содержимое гаметангиев не дифференцировано на гаметы (рис. 61). Сингамия или гаметогамия – слияние гамет, образующихся в гаметангиях. Она протекает в форме изогамии, гетерогамии или анизогамии и оогамии. При оогамии гаметангии называются оогоний (женский) и антеридий (мужской). Половой процесс у грибов состоит из 2-х этапов, не совпадающих во времени: плазмогамии и кариогамии. После слияния цитоплазм копулирующих гамет ядра образуют пары (дикарионы). Мицелий растет и дикарионы в нем синхронно делятся, образуя дикариотический мицелий. На нем возникают спорангии полового размножения: сумки или аски и базидии (рис. 86, 89, 101). В этих спорангиях ядра дикарионов сливаются, происходит второй этап полового процесса – кариогамия. Возникшее диплоидное ядро мейотически (редукционно) делится, образуя гаплоидные ядра, из которых затем формируются споры полового размножения: аскоспоры или базидиоспоры.

Есть группа грибов, для которой характерна особая форма полового процесса – соматогамия. В этом случае половые органы и гаметы отсутствуют, а копулируют друг с другом обычные участки мицелия и возникают анастомозы между гифами (рис. 61).

Часто некоторые группы грибов размножаются только бесполым путем, при этом во многих случаях половое размножение неизвестно или оно утрачено в ходе исторического развития. Те формы грибов, которые размножаются только бесполым путем без смены ядерных фаз, митоспорами, конидиями и др., называются *анаморфами* или второстепенными формами. В противоположность им широко распространены у грибов *теломорфы*, или главные формы, в которых происходит кариогамия и смена ядерных фаз, т.е. размножение половым путем.

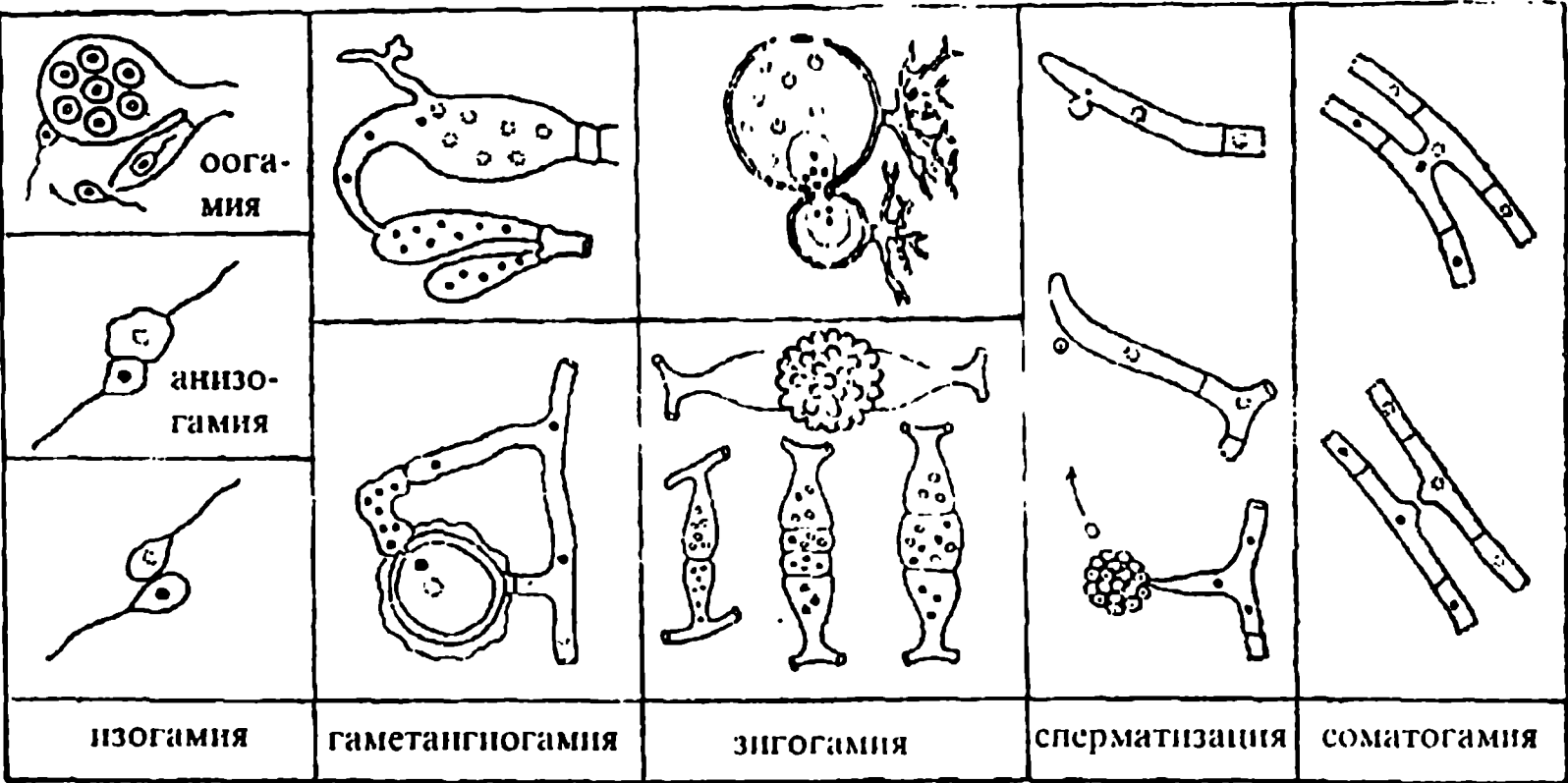


Рис. 61. Типы полового размножения у грибов.

Разделение полов и дифференциация на мужские и женские половые органы и гаметы часто не бросается в глаза, т.е. они морфологически не различаются. Все же подвижные ядра определяют как мужские, а воспринимающие ядра – как женские. При этом условии разделение полов у грибов можно обозначить как однодомные и двудомные (рис. 62).

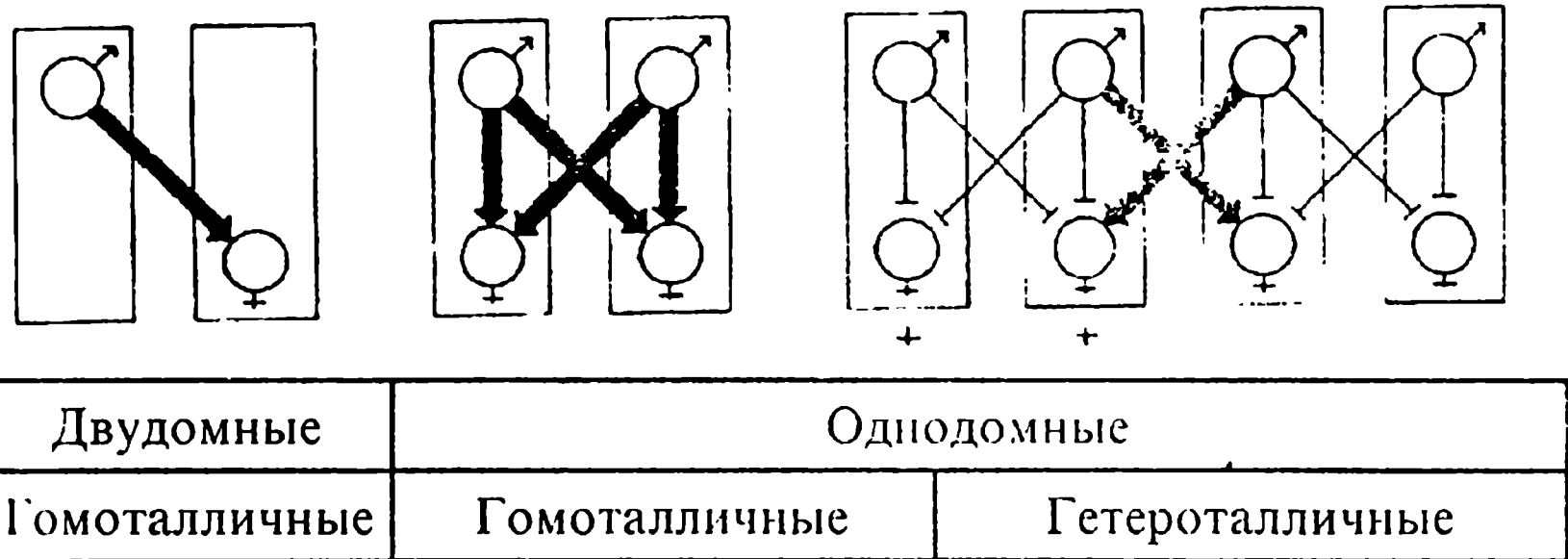


Рис. 62. Схема распределения полов у грибов.

Прямоугольники представляют мицелии с мужскими и (или) женскими половыми органами. Двудомные: мужские и женские половые органы на различных мицелиях. Однодомные: мужские и женские половые органы на одном и том же мицелии. Гетероталлизм: изолированный мицелий не может образовать зиготы. У однодомных грибов гетероталлизм обуславливается гомогенетической комбинацией, мужские ядра сливаются с женскими, которые генетически различаются: мужское X + женское II + мужское X – женское, но не + мужское X + женское.

Чтобы указать половое различие грибов, используют понятия, вскрывающие их генетические различия. Гомоталлические грибы в культуре образуются из одного мицелия или из одного плодового тела, в то время как гетероталлическим необходимо два мицелия с генетически различными ядрами (+ и –). У однодомно-гетероталлических грибов слияние ядер из одного мицелия невозможно (как и в случае двудомности). Генетически эта несовместимость обосновывается по крайней мере 2 аллелями, обозначаемыми как + и – (или другими символами: Аа или Вв). Ядра с идентичным генетическим содержанием (например + и +) несовместимы и не могут сливаться друг с другом. Гетероталлизм у грибов может быть и тетраполярным, определяемым не одной, а двумя парами аллелей (Аа, Вв), локализованных в разных хромосомах.

Среди генетических отличий грибов от других организмов особое место занимает гетерокариоз, открытый в 1912 году микологом Г. Бургеффом. Он культивировал штаммы грибов и установил, что штамм гриба является гетерокариотичным, если ядра, находящиеся в общей цитоплазме, генетически различны. В естественных условиях генетически различные ядра возникают в мицелии в результате мутаций или слияния генетически различных гиф, т.е. содержащих генетически различные ядра. Если ядра генетически сходны, то культивируемый штамм гриба гомокариотичен. Гетерокариоз играет важную роль в генетике и эволюции грибов. Если гетерокариотичные ядра попадают в цитоплазму различных гиф, то эти гифы могут быть различными по фенотипу. Только в присутствии двух типов ядер один мицелий может дать три различных фенотипа.

Гетерокариоз отчасти аналогичен диплоидности других организмов, поскольку морфология и физиология гетерокариотических организмов определяется взаимодействием генетически различных ядер. Гетерокариоз благоприятствует естественному отбору.

Дж. Понтекорво и Дж. Ропер (1952) открыли парасексуальный цикл у грибов. Было установлено, что гаплоидные ядра могут сливаться в гетерокариотическом мицелии, образуя диплоидные ядра, некоторые из них являются гетерозиготными, т.е. возникают из генетически различных ядер. Например,

у *Aspergillus nidulans* на 1000 гаплоидных ядер имеется 1 диплоидное гетерозиготное ядро. В диплоидном ядре хромосомы могут ассоциироваться между собой с прохождением кроссинговера. Иногда после этого возникают гаплоидные ядра, генетически отличающиеся от исходных. Они снова могут участвовать в рекомбинациях. Таким образом, генетический эффект от парасексуальности аналогичен результату истинного полового процесса, но ход иной. Парасексуальные циклы открыты у многих грибов. Вероятно, это гибкая и широко распространенная система генетического изменения грибов, не размножающихся или почти не размножающихся половым путем.

Большинство грибов – гапlobионты, гапло-дикарионты или гапло-диплонты. Диплоидные грибы встречаются значительно реже. У гапло-дикарионтов очень продолжительная многолетняя дикариотическая фаза в жизненном цикле.

ОТДЕЛ ООМУСОТА – ООМИКОТА

Отдел объединяет большую группу грибов, обитающих преимущественно в воде на растительных остатках, трупах животных, амфибиях и рыбах. Некоторые виды живут в почве, наиболее высокоорганизованные – облигатные паразиты высших растений.

Мицелий у примитивных форм одноклеточный, но у большинства – несептированный, состоящий из клетки каплевидной формы, от которой отходят, благодаря вставлению, боковые ветви. Состав клеточной стенки уникален для грибов, она состоит из целлюлозы, часто с участием глюканов. Хитина в клеточной стенке нет. Зооспоры с 2 жгутиками неравной длины. Один из них перистый, второй – гладкий (рис. 64 Б). При бесполом размножении на концах гиф возникают зооспорангии с двужгутиковыми зооспорами. При половом размножении на мицелии возникают мужские гаметангии антеридии и женские – оогонии. Половой процесс протекает в форме гаметангиогамии. При этом содержимое гаметангиев не дифференцировано на гаметы. Мужской гаметангий образует оплодотворяющий рукав (шланг), через который в оогоний проходят мужские ядра (рис. 64 Д,Е). После оплодотворения

развивается зигота с одной или несколькими “ооспорами”. Все оомицеты – диплонты. Мейоз происходит в гаметангиях при формировании гамет.

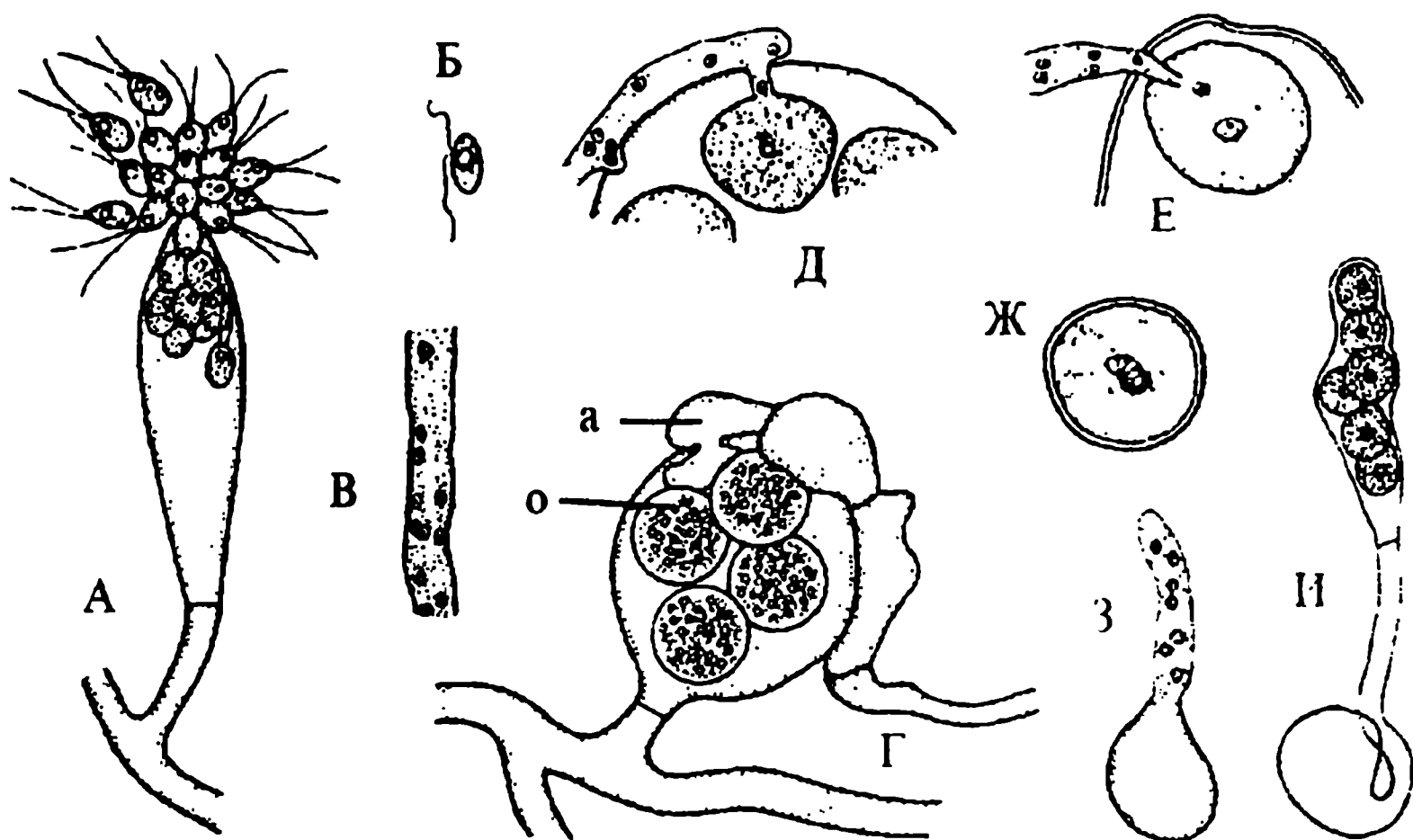


Рис. 64. Сапролегниевые.

А – зооспорангий с грушевидными зооспорами, 2 жгутика расположены на верхнем конце тела. Б – второй тип зооспор с боковыми жгутиками. В – участок несептированного мицелия с многочисленными ядрами. Г – гифа с половыми органами: а – мужской гаметангий, обрастающий oogonium; о – оплодотворенные яйцеклетки. Д – оплодотворяющие трубочки с мужскими ядрами. Е – мужское ядро, проникающее в яйцеклетку. Ж – зигота со слившимися ядрами. З – зародышевый мицелий. И – зародышевый спорангий с еще безжгутиковыми зооспорами. А–Г – *Saprolegnia mixta*. Е–И – *Achlya flagellata*.

У оомицетов синтез аминокислоты лизина идет как у растений, через диаминопимелиновую кислоту. Синтез лизина у остальных групп грибов (в отделе Eumycota) идет особым путем через аминодипиновую кислоту. Отличаются оомицеты и по другим биохимическим показателям. Например, никотиновая кислота синтезируется у них из особого С–3 образования, в то время как у других грибов и животных она синтезируется из триптофана.

Эти морфологические и биохимические показатели, а также диплоидный цикл развития послужили основанием для выделения этой группы грибов в самостоятельный ствол эволю-

ции (отдел или фил). По мнению И. Аркса (1967) и Д. Зерова (1968), оомицеты произошли от разножгутиковых или желто-зеленых водорослей. Об этом говорит сходство мицелия с талломами этих водорослей, биохимические реакции и строение зооспор.

Систематика. В отделе один класс *Oomycete*. Класс разделяют на 3 порядка, в основном по образу жизни.

Порядок Saprolegniales – Сапролегниевые. Большинство представителей – водные сапрофиты, известные под названием “водные плесени” поселяющиеся на гниющих остатках растений, трупах водных животных. У одних видов мицелий одноклеточный, микроскопических размеров, но у большинства – хорошо развит, несептированный (рис. 64 Г).

Бесполое размножение двужгутиковыми зооспорами, возникающими в зооспорангиях. Зооспорангии булабовидной или цилиндрической формы возникают на кончиках гиф. Спорангий всегда отделен от остальной части мицелия поперечной перегородкой. При формировании зооспор не происходит (!) редукционного деления. Зооспоры с $2n$ набором хромосом. Первичные зооспоры грушевидной формы и несут 2 апикальных жгутика неодинаковой длины. Один из них с 2 рядами перистых волосков. Поплавав около 30 мин. они останавливаются, одеваются оболочкой и переходят в состояние покоя, а затем прорастают в новую зооспору фасолевидной формы со жгутиками, прикрепленными сбоку. Найдя подходящий субстрат, они прикрепляются, втягивают жгутики, покрываются оболочкой и прорастают в новый мицелий. Это явление известно как дипланитизм зооспор. Такое поведение зооспор характерно для рода *Saprolegnia* – сапролегния. Для рода *Achlya* стадия грушевидной формы подавлена. У некоторых видов, обитающих в почве, подвижные стадии вообще утрачены.

Оомицеты либо гомоталлические, либо гетероталлические организмы. Рассмотрим цикл воспроизведения на примере типичного представителя – сапролегнии. На боковых веточках мицелия возникают оогонии и антеридии. Оогонии шаровидной формы и содержат много ядер, погруженных в цитоплазму. Содержимое оогония подвергается редукционному делению. После чего часть ядер погибает, а вокруг оставшихся

накапливаются плазма (оосфера) и голые яйцеклетки, возле которых остается свободная плазма (периплазма), свободно лежащие в оогонии. На других веточках мицелия возникают антеридии. Они многоядерны. Содержимое антеридия также подвергается мейозу или R-делению, но гаметы не образуются. Антеридий содержит гаплоидные мужские ядра. Антеридиальные ветви мицелия подрастают к оогонию. Рост антеридия к оогонию идет благодаря хемотаксису. Оогоний выделяет половой гормон оогониол, а антеридий антеридиол. Антеридий плотно прикладывается к оогонию и пускает внутрь оогония, через поры, оплодотворяющие трубочки (отроги) к яйцеклеткам (рис. 64Д). Мужские ядра движутся по этим трубочкам и сливаются с яйцеклетками. Антеридиальное ядро сливается с одной яйцеклеткой.

Возникшая зигота после периода покоя без мейоза прорастает

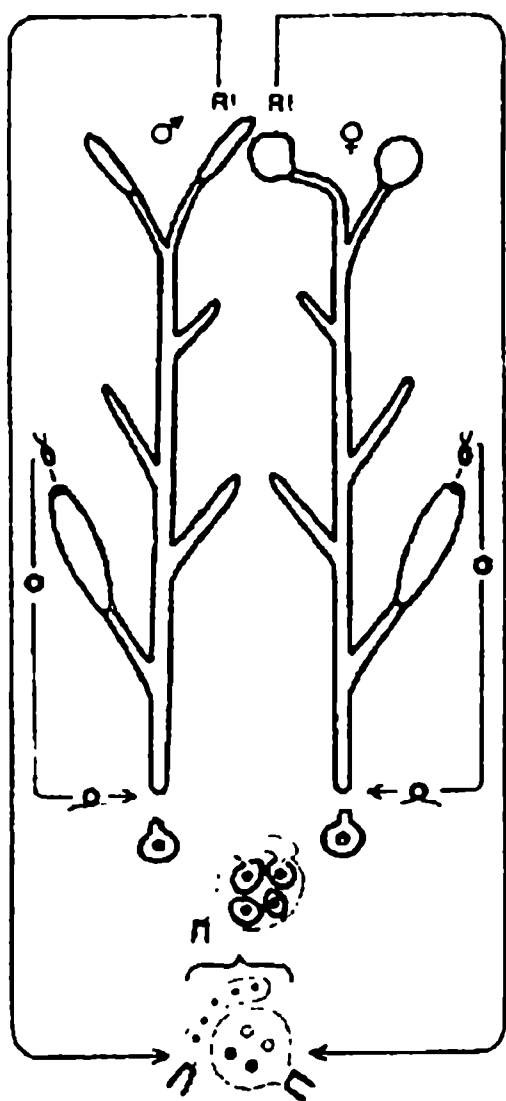


Рис. 65. Схема жизненного цикла сапролегниевых.

Тонкая линия гаплофаза.
Толстая линия диплофаза.
R редукционное деление.

в многоядерный диплоидный мицелий, на котором обычно образуется зародышевый зооспорангий. В нем формируются диплоидные зооспоры, а из них возникают диплоидные однополые или обоеполые мицелии (рис. 65).

В водоемах со слабо текущей водой сапролегниевые развиваются на икре рыб, мальках и пораненных рыбах, вызывая их гибель. Это заболевание известно как сапролегниоз. Паразитируя на осетровых, судаке, а во время зимовки на карпе, сапролегниевые наносят большой ущерб при разведении этих пород рыб. Некоторые виды сапролегниевых паразитируют на моллюсках, крабах, рачках. Виды рода фаномицелис вызывают заболевание “корнеед” — гриб поражает корневые шейки у свеклы, люцерны и гороха.

Порядок Leptomitales – Лептомитовые. Этот порядок при-
мыкает к сапролегниевым. Мицелий несегментированный. В оогонии, как и в следующем порядке, развивается только периплазма, окружающая яйцеклетки. Цикл развития сходен с сапролегнией. Лептомитус (*Leptomitus*) обитает в сильно загрязненных водах. Индикатор полисапробной зоны.

Порядок Peronosporales – Пероноспоровые. Пероноспоровые, в основном, наземные паразитические грибы высших растений, но встречаются водные и почвенные сапрофиты. В пределах порядка явно прослеживается эволюция от водных форм к наземным и от сапрофитов к факультативным, а затем к облигатным паразитам.

Половые органы возникают внутри тела растения-хозяина. Оогонии шаровидные, возникают на концах гиф, мужские гаметангии трубковидной формы (рис. 66А). Оба гаметангия отделены поперечной стенкой от остальной части мицелия и содержат много ядер. Как правило, одна яйцеклетка оогония окружена периплазмой (рис. 66Б).

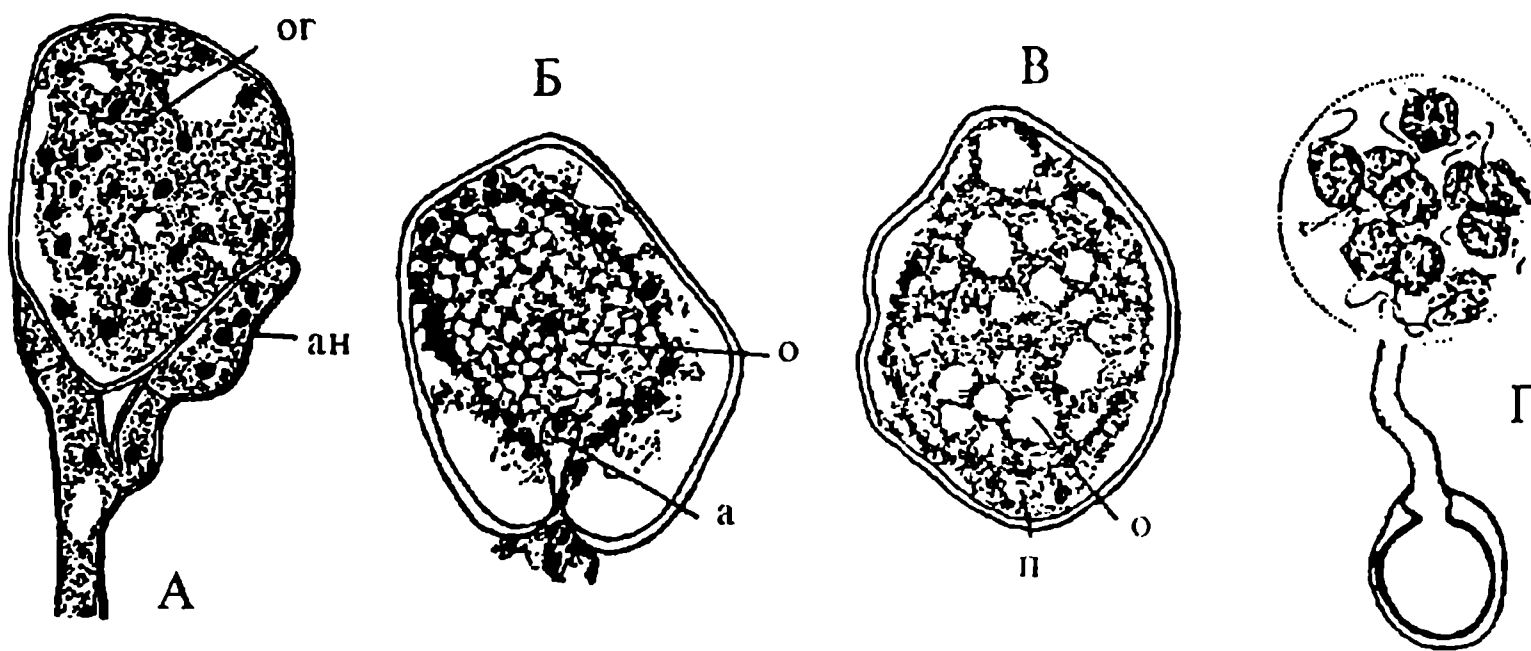


Рис. 66. Оплодотворение у пероноспоровых.

А – молодой, многоядерный оогоний (ог) и антеридий (ан). Б – оогоний с центральным ядром (о) и оплодотворяющим отростком антеридия, приносящим мужское ядро. Г – зигота в оогонии с первичной оболочкой и периплазмой (п). Д – прорастание зиготы в зооспороангии. А – *Peronospora parasitica*. Б–В – *Albugo candida*. Д – *Pythium ultimum*.

Оплодотворение и образование зиготы происходит в оогонии (рис. 66В). Это было установлено на примере родов пероноспора (*Peronospora*) и альбуго (*Albugo*).

Число участвующих в оплодотворении мужских и женских ядер варьирует у различных видов от многих до одного, поэтому число ооспор также варьирует. У отдельных родов (например, род базидиоспора – *Basidiospora*) отсутствуют функционирующие мужские гаметангии. Здесь в оогонии попарно сливаются ядра (аутогамия). Отдельные виды в новых областях своего распространения размножаются только бесполом путем (*Phytophthora infestans*). Прорастание зиготы происходит либо прямо в зооспоры (рис. 66), но чаще в зародышевый мицелий, на конце которого возникает зародышевый спорангий с зооспорами. В случае проникновения зародышевого мицелия в ткань хозяина он не образует зооспорангий.

В порядке три семейства. Семейство питиевые (*Pythiaceae*) – начальное звено в эволюции грибов этого порядка. Большинство видов обитает в пресных водоемах и морях. Многие виды живут в почве как почвенные сапрофиты на растительных остатках, но есть и паразиты высших растений. Так, некоторые виды рода питиум (*Pythium*) паразитируют на корнях сеянцев древесных растений, а также на свекле, капусте, редисе, табаке и др. Тонкий мицелий гриба пронизывает клетки корня и быстро убивает их.

Очень большое значение имеет род фитофтора (*Phytophthora*). Вид *Phytophthora infestans* вызывает фитофтороз у картофеля. Загадку болезни разрешил де Бари, давший название фитофтора – разрушитель растений.

В роде фитофтора около 70 видов. Большинство поражает подземные органы растений и образует спороношение во влажной почве. Виды фитофторы могут поражать не только корни, а любые части растения. Отдельные виды не образуют гаусториев и быстро убивают растение. У многих видов произошла специализация: гриб убивает растение-хозяина не сразу, а на заключительных стадиях своего развития.

Рассмотрим цикл развития *Phytophthora infestans* (рис. 67). Это специализированный паразит, поражающий клубни и листья картофеля, листья и плоды томатов и других пасленовых. Мицелий погружен в ткань растения-хозяина и идет по межклетникам, но настоящих гаусториев не образует. Пора-

женные участки выделяются в виде бурых пятен. Органы бесполого размножения – спорангии формируются на особых веточках мицелия – спорангиеносцах.

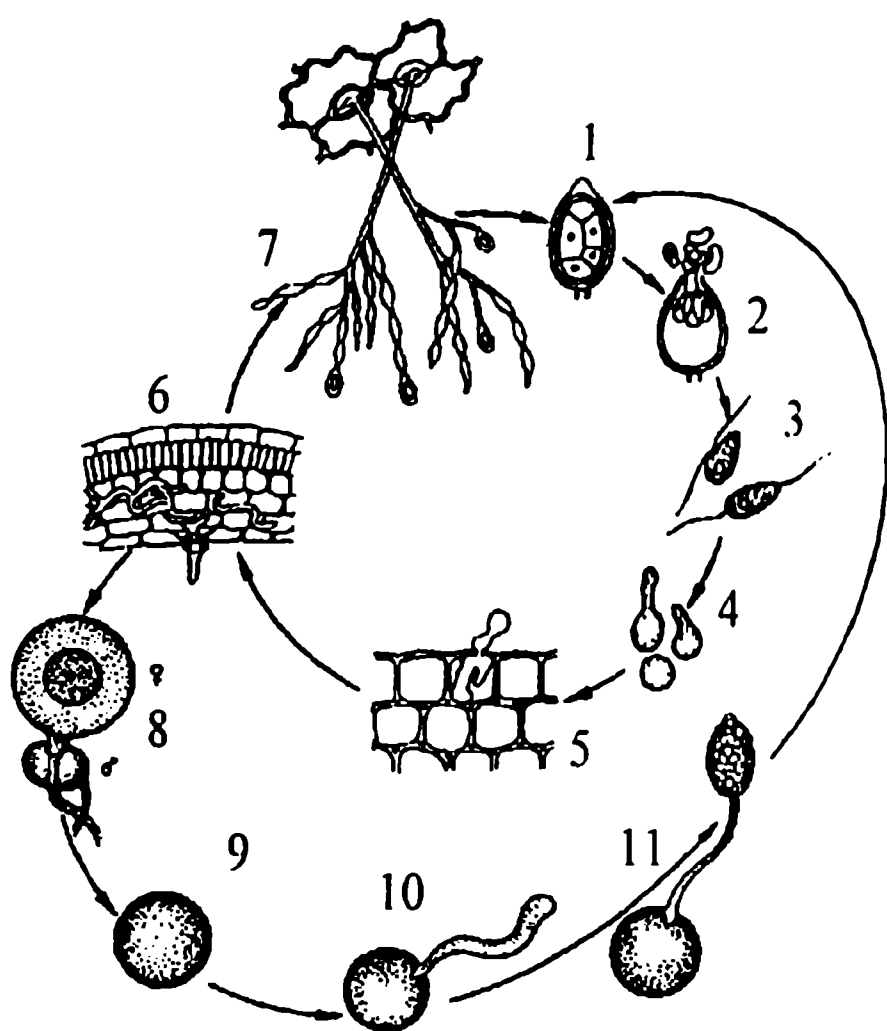


Рис. 67. Возбудитель болезни картофеля (*Phytophthora infestans*)
1-3 — стадии прорастания зооспорангия, 4 — прорастание зооспор, 5 — внедрение через устьище, 6 — внедрение в ткань листа через кутикулу, 7 — спорангиеносец, 8 — оогоний с антеридием, 9 — ооспора, 10-11 — прорастание в зооспорангий

Спорангиеносцы через устья растения-хозяина выступают наружу и заметны на нижней стороне листьев в виде белого пушка. Они ветвятся моноподиально и несут спорангии в форме лимонов, которые всегда опадают целиком, переносятся ветром или с каплями дождя и попадают на клубни. В капле воды они прорастают зооспорами, которые после некоторого движения округляются и прорастают в гифы, проникающие через устья или эпидермис внутрь листа или в клубень картофеля.

В сухую погоду перезрелые спорангии прорастают в гифу и в этом случае выступают как конидиеспоры.

Образование спорангиев, прорастание зооспор происходит ночью или под утро, т.е. во влажное время суток. В дождливую погоду или при обильных туманах и росах вегетативные части пораженных растений погибают за 7-10 дней на сотнях гектаров. В дождливые годы гибнет до 20% клубней.

Массовое заражение клубней происходит при конке картофеля при соприкосновении пораженной ботвы с пораненными участками клубней. На клубнях появляются пятна свин-

цово-серого цвета. В условиях повышенной влажности клубни картофеля начинают гнить, так как присутствие гриба стимулирует амилазу клубня, и крахмал начинает превращаться в сахар. На зараженных клубнях поселяются бактерии и гниль из сухой превращается в мокрую.

В почве могут храниться ооспоры или же геммы – микроскопические участки мицелия в оболочках. Мицелий может зимовать на клубнях в хранилищах. Заражение растений может происходить как через почву, так и через клубни.

Половое размножение, с образованием ооспор, происходит редко из-за гетероталличности гриба и обнаружено только на его родине – Мексике, в долине Тулука. В этой долине работает научная станция по изучению фитофторы. Эту территорию ботаник П.М.Жуковский назвал “оазисом для фитофторы”. Ночи продолжительностью до 12 часов, прохладные и влажные. Во второй половине дня почти ежедневно идут дожди. Зима сухая и теплая. Здесь обнаружены штаммы гриба A_1 и A_2 (в Европе только A_1). В Европе гриб размножается только бесполом путем.

Антеридии формируются на мицелии A_1 . Половой процесс гаметангиогамия. одно антеридиальное ядро сливается с яйцеклеткой, которую окружает оосфера из остальных ядер оогония. Возникает ооспора. Она прорастает в зародышевый мицелий, на котором возникает зародышевый спорангий, дающий зооспоры, прорастающие в новый мицелий (рис. 67).

Меры борьбы: селекционные методы, выведение устойчивых сортов, опрыскивание бордосской жидкостью ($\text{CuSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O} + \text{Ca}(\text{OH})_2$), другими фунгицидами. Но пока успеха нет, т.к. расы гриба специализируются на различных сортах, а рас очень много.

Другие виды фитофторы поражают розоцветные, бобовые, пальмовые, сосновые и др. *Ph. sacorum* поражает яблоки, груши, землянику (в целом 83 рода из 44 семейств, в основном в субтропиках). *Ph. parasitica* образует многоклеточный мицелий с гаусториями, т.е. является облигатным паразитом. *Ph. palmivaria* – паразит тропических растений: хлебного дерева, папайи, вызывает гниль корней кокосовой пальмы. *Ph. citrampelii* – самый активный паразит, поражает до 212 видов растений.

В семействе *Peronosporaceae* – Пероноспоровые рассмотрим два основных рода, различающихся строением конидиеносца.

Род *Plasmopara* – плазмонара имеет моноподиально ветвящиеся конидиеносцы. Гриб поражает листья, побеги, ягоды. Мицелий внутриклеточный с шаровидными гаусториями. Вначале на верхней стороне пораженных органов появляются маслянистые пятна, а с обратной стороны – обильный пушок конидиеносцев белого цвета с конидиями (рис. 68). На

1 см² приходится до 3 млн. спор. Возникающие в результате полового процесса ооспоры зимуют в отмерших листьях или побегах. Гриб попал из Америки в 1876–1878 гг

Меры борьбы – опрыскивание бордосской жидкостью несколько раз, сжигание осенью растительных остатков.

Род *Peronospora* пероноспора образует дихотомически ветвящиеся конидиеносцы. Конидиоспоры прорастают всегда гифой. Паразитирует на табаке, луке, свекле и т.д.

Семейство *Albuginaceae* – Альбуговые также являются облигатными паразитами.

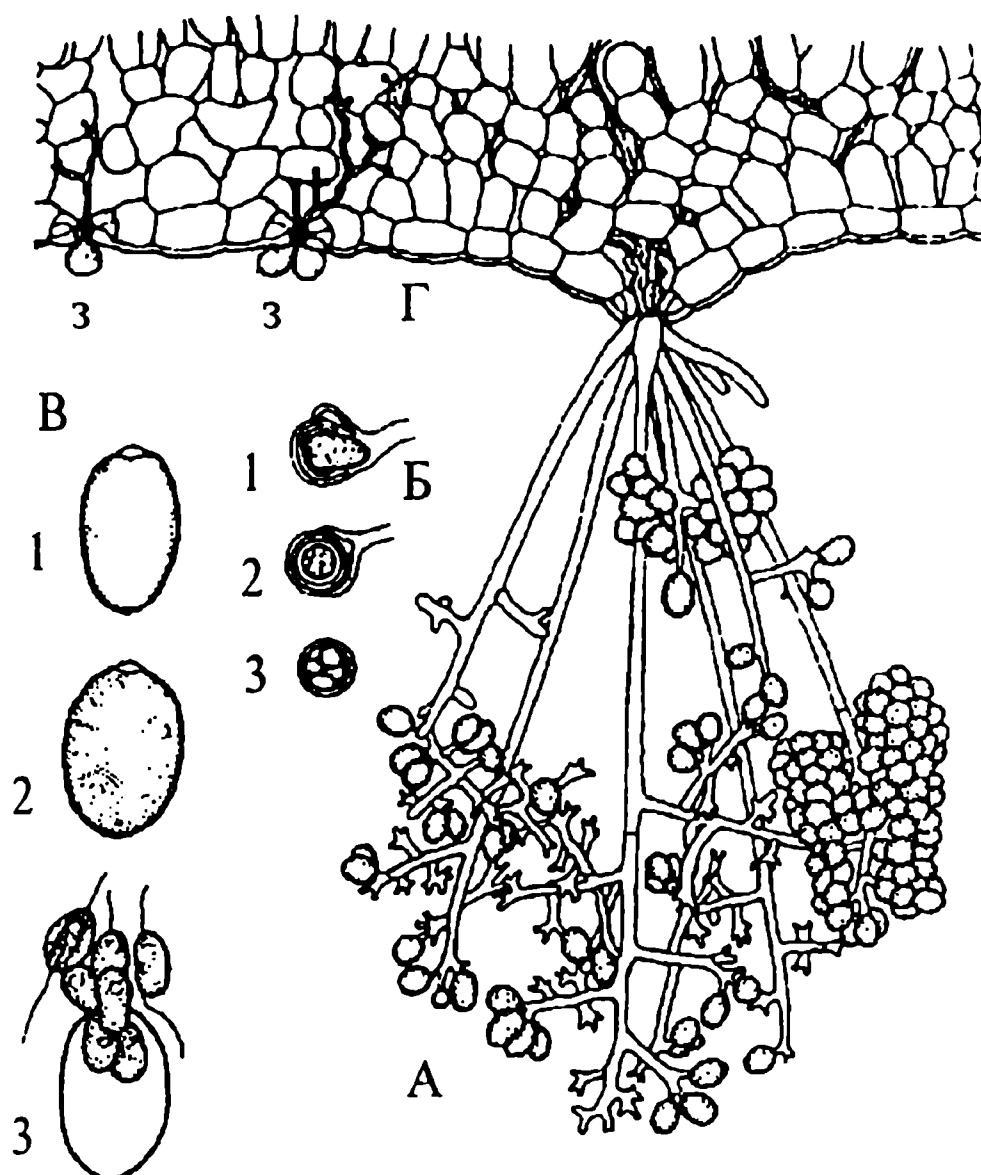


Рис. 68. *Plasmopara viticola*.

Плазмонара виноградная

А – спорангиеносец со спорангиями, выступающими из листа. Б – оогоний (с мужским гаметангием) и зигота. В – образование и выход зооспор. Г – прорастание зооспор (3) через эпидермис во внутрь листа и расположение мицелия между клетками.

Род *Albugo* – альбуго паразитирует на крестоцветных. Мицелий гриба идет по межклетникам, а питание его происходит через гаустории, расположенные в клетках растения-хозяина.

В начале своего развития гриб не убивает клетки хозяина, а даже стимулирует их разрастание. Конидиеносцы образуются под эпидермисом хозяина, они не ветвятся, булабовидной формы. Гифы гриба пронизывают все растение. На поверхности листьев или стеблей пораженные участки имеют вид белых пятнышек, нарывчиков, бородавочек. Верхушки конидиеносцев подходят к эпидермису, приподнимают его и начинают отчленять округлые зооспорангии, соединенные друг с другом в цепочки.

Ооспоры образуются внутри тела растения-хозяина в результате полового процесса. Они одеты скульптированной оболочкой. Зимуют в почве. Прорастают зооспорангием, реже гифой с зооспорангием на верхушке.

Таким образом, в порядке пероноспорных в эволюции паразитизма наблюдается следующая тенденция:

1. Переход от сапрофитного образа жизни к факультативному и далее к облигатному паразитизму.

2. От мицелия вне растения-хозяина к внутриклеточному паразитизму без гаусториев, убивающему клетки хозяина к межклеточному с гаусториями, характерными для облигатных паразитов, не так быстро убивающих растение-хозяина. Специализация на определенном хозяине или органе хозяина.

К отделу оомицетов примыкает мелкий класс *Hyphochytridiomycetes* – Гифохитридиомицеты. Они имеют жгутиковые стадии как оомицеты. Но в стенках гиф наряду с целлюлозой появляется хитин. Они живут в пресных водоемах и морях как паразиты водорослей и грибов или как сапрофиты на растительных остатках и трупах насекомых. Систематическое положение класса пока еще не совсем ясно.

Филогения Оомицетов. Оомицеты развились, вероятно, от автотрофных водорослей типа гетероконтофита (хромофита). Они имеют сходное строение жгутиков, сифональное строение мицелиев, стенки мицелия состоят из целлюлозы. Гаметангии оомицетов напоминают те, что известны у разножгутиковой водоросли с сифональным талломом – вошерии (класс *Xanthophyceae*). Но форма полового процесса у оомицетов – гаметангиогамия. Жгутиковые стадии появляются только при

бесполом размножении. Хотя оомицеты и показывают связи с ксантофитовыми (желто-зелеными) водорослями, но они отличаются от них диплоидным жизненным циклом. Диплонты встречаются внутри отдела хромофита у диатомовых и бурых водорослей. Оомицеты возникли на ранних стадиях от каких-то хромофитов и приобрели ряд новых признаков в связи с гетротрофным образом жизни.

ОТДЕЛ EUMYCOTA – СОБСТВЕННО ГРИБЫ

В связи с прогрессивным приспособлением к жизни вне воды внутри подцарства настоящих грибов выделяют отдел *Eumycota*. Если у простейших представителей имеются зооспоры и гаметы с одним жгутиком, то у высших групп грибов – споры и гаметы без жгутиков. В строении мицелия имеются все ступени организации: одноклеточный, голый протопласт; несептированный многоядерный; септированный с плодовыми телами. Стенки гиф содержат хитин, целлюлоза отсутствует. Синтез аминокислоты лизина идет особым способом через аминодипиновую кислоту. У некоторых паразитических грибов этого отдела мицелий сильно редуцирован в связи с внутриклеточным образом жизни. Большинство грибов образуют плодовые тела на определенных стадиях жизненного цикла.

Половой процесс протекает в форме изогамии, анизогамии, оогамии, гаметангиогамии и соматогамии. В случае гаметангиогамии содержимое гаметангиев не дифференцировано на гаметы. У высших групп грибов (аскомицетов и базидиомицетов) половой процесс состоит из двух не совпадающих по времени фаз или этапов – плазмогамии и кариогамии. Большинство представителей гаплогамии, гапло-диплоиды и гапло-диплонты. Диплонты как исключение. В жизненном цикле некоторых групп сильно выражена дикариотическая фаза.

КЛАСС CHYTRIDOMYCETES – ХИТРИДИОМИЦЕТЫ

В класс объединена наиболее примитивная группа грибов. Вегетативное тело (мицелий) у большинства представляет собой одноядерные клетки, похожие на плазмодий слизивиков. Более высокоорганизованные представители имеют ризомии-

целий. Ризомицелий представляет собой одноядерную клетку, от которой отходят тонкие нити, не имеющие ядер. Эти нити могут ветвиться. У этих грибов встречается и многоядерный, несептированный мицелий. Клеточные стенки гиф на 60% состоят из хитина. Большинство видов живет в воде, многие обитают в почве или как паразиты в клетках высших растений.

Бесполое размножение осуществляется зооспорами различной формы, но с одним бичевидным, гладким жгутиком, прикрепленным с заднего конца (рис. 69А).

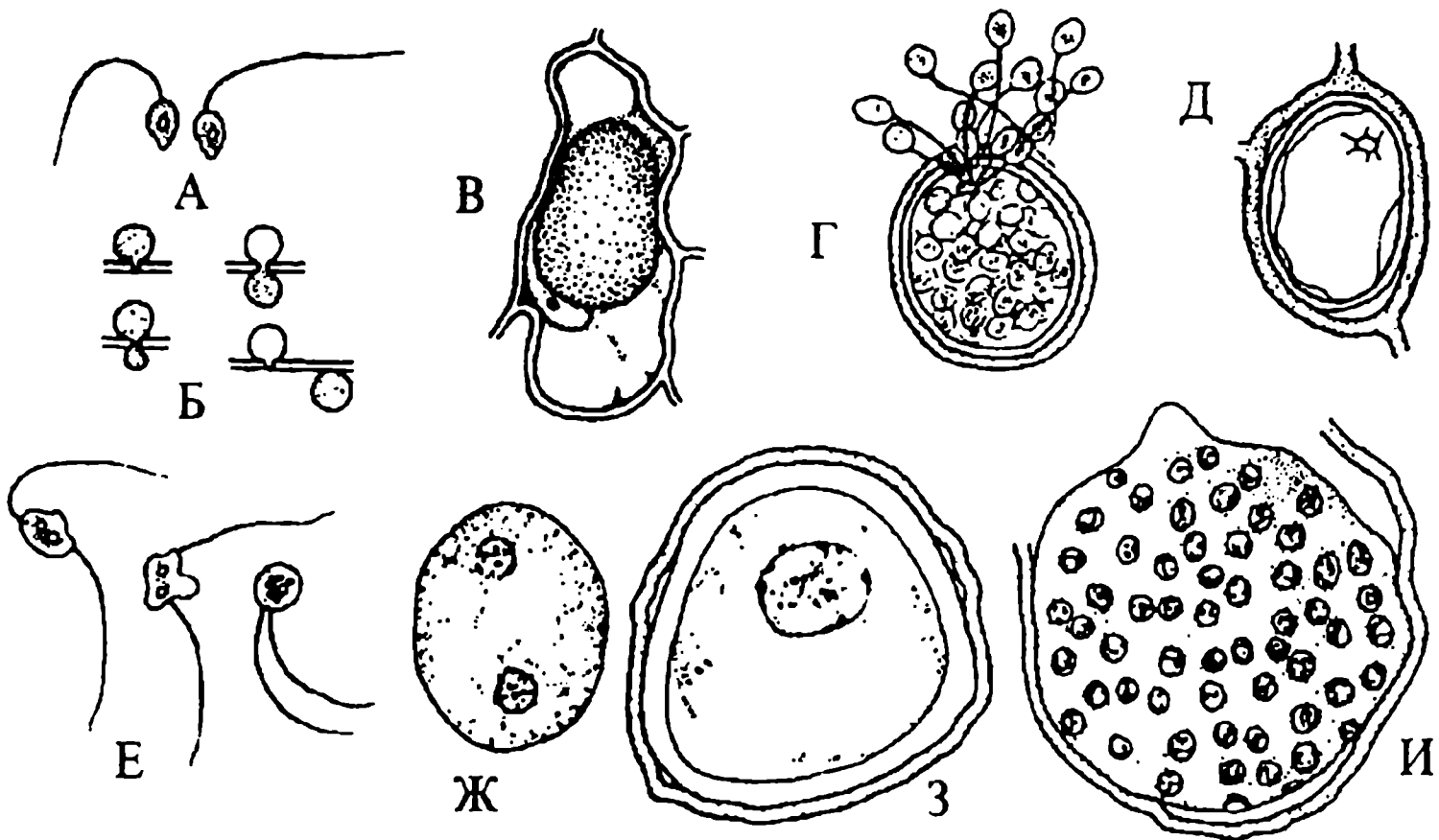


Рис. 69. Цикл развития *Olpidium viciae*.

А – зооспоры. Б – проникание в клетку-хозяина. В – голый протопласт гриба в клетке-хозяина. Г – зооспорангий. Д – опустошенный зооспорангий. Е – копуляция двух зооспор. Ж – молодая зигота. З – цистированная зигота. И – прорастание зиготы.

Форма полового процесса хологамия или изогамия, иногда гетерогамия. Есть организмы и с оогамным половым процессом. У некоторых из них зооспоры при определенных условиях функционируют как гаметы. Гаметы возникают в гаметангиях. Зигота превращается в клетку цисту, одетую оболочкой, содержащей хитин.

Большинство хитридиевых гаплоидны, диплоидна только зигота. У некоторых представителей наблюдается чередование поколений. По строению мицелия и форме полового процесса, в составе класса выделяют 3 порядка.

Порядок Chytridiales – Хитридиевые. Это самый большой порядок, объединяющий более 400 видов. Большинство – паразиты водных, реже наземных растений. Мицелий – голая, одноядерная клетка или же одноядерная клетка одетая оболочкой, от которой отходят безъядерные нити, т.е. ризомицелий. Есть и многоядерный несептированный мицелий.

Бесполое размножение зооспорами, которые содержат очень крупные масляные тела. Половой процесс протекает в форме изо-, анизогамии или гаметангиогамии.

У одних хитридиевых весь таллом используется на образование гамет и зооспор (холокарпическая форма). Обычно это явление характерно для одноклеточных форм. У форм с ризомицелием только часть таллома идет на образование гамет и зооспор (эукарпическая форма).

Рассмотрим цикл развития низших хитридиевых на примере рода ольпидиум (*Olpidium*). Мицелий гриба – голый протопласт живет паразитически в клетках растения-хозяина и после разрастания покрывается хитиновой оболочкой (рис. 69 В,Г), после деления ядра и расщепления цитоплазмы образуется много заднежгутиковых зооспор. Они опять инфицируют растение или же копулируют друг с другом как гаметы, формируя двужгутиковые планозиготы (рис. 69Е), которые проникают в клетки хозяина и в них позднее превращаются в прочные цистозиготы. Цистозигота представляет дикариотическую фазу (рис. 69Ж). Оба ядра сливаются на следующую весну (рис. 69,З) и потом в результате мейоза образуются многочисленные мейозооспоры, которые выходят наружу через горлышко или разрыв стенки.

Olpidium brassicae – возбудитель болезни “черная ножка” у капустной рассады. Растения заражаются в парнике при избытке влаги в почве и избыточной влажности воздуха, после появления семядолей или первых листьев. Стебель пораженного растения темнеет, утончается, часто загнивает и растение гибнет. В почве парника имеются цисты с толстой звездчатой оболочкой. Циста содержит 2 ядра. Перед превращением цисты в зооспорангий ядра сливаются и диплоидное ядро мейотически делится. В зооспорангии возникает большое чис-

ло зооспор. Попадая на растение, зооспора одевается оболочкой и переливает свое содержимое в эпидермальную клетку растения-хозяина, где превращается в паразитический, голый, одноядерный мицелий. Паразит не ограничивается клетками эпидермиса, а проникает в клетки коры. Голый протопласт увеличивается в размерах, получая питательные вещества и становится многоядерным, а затем целиком превращается в зооспорангий (холокарпическая форма). Зооспорангий образует длинное горлышко, через которое зооспоры выходят наружу и могут инфицировать новые растения.

Зооспоры при неблагоприятных условиях ведут себя как гаметы. В результате их копуляции возникает двужгутиковая зигота, некоторое время она плавает, а затем поражает растение и как зооспора разрастается в клетке хозяина, сохраняя двуядерность. Затем одевается оболочкой и превращается в цисту. Оба ядра сливаются следующей весной и циста превращается в зооспорангий.

Очень важен в практическом отношении возбудитель рака картофеля *Synchytrium endobioticum*. На пораженных клубнях картофеля появляются бугристые опухоли,

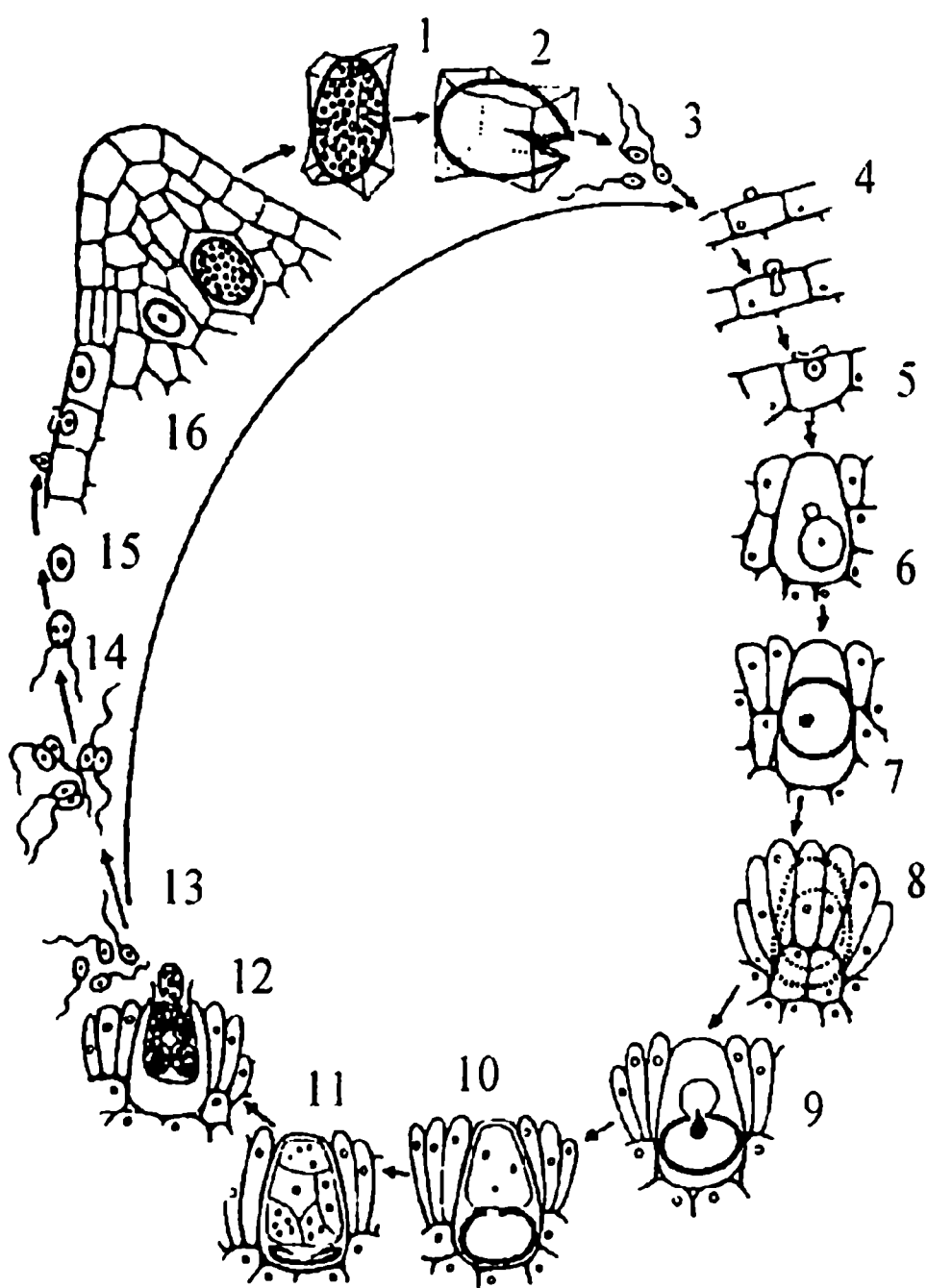


Рис. 70. Цикл развития *Synchytrium endobioticum*.

1-13 – бесполое размножение; 14-16 – половое размножение (пояснения в тексте).

напоминающие губку (рис. 70). Заражение клубней происходит зооспорами. Проникающая в клетку эпидермиса клубня

зооспора (рис. 70, 3-6) усиленно разрастается, а соседние клетки усиленно делятся и оболочки их одревесневают. Из таких клеток возникает розетка, в центре ее находится крупная клетка с протопластом паразита. Она одевается оболочкой и превращается в летнюю цисту, из которой возникает 5-9 летних зооспорангиев. К осени зооспоры ведут себя как гаметы и возникающая двужгутиковая зигота внедряется в кору клубня. В клетке она разрастается, затем покрывается оболочкой и превращается в цисту до следующей весны (рис. 70, 14-16).

Меры борьбы: обеззараживание почвы и выведение устойчивых сортов картофеля, введение севооборота.

Все эти грибы являются холокарпическими.

Для семейства **ризидиевых** (*Rhizidaceae*) характерны эукарпические формы. Виды рода ризофидиум (*Rhizophydium*) паразитируют на пыльцевых зернах (рис. 71) и планктонных водорослях. Таллом разделяется на две части, репродуктивную и ризоподальную, погруженную в субстрат, обеспечивающую питание.

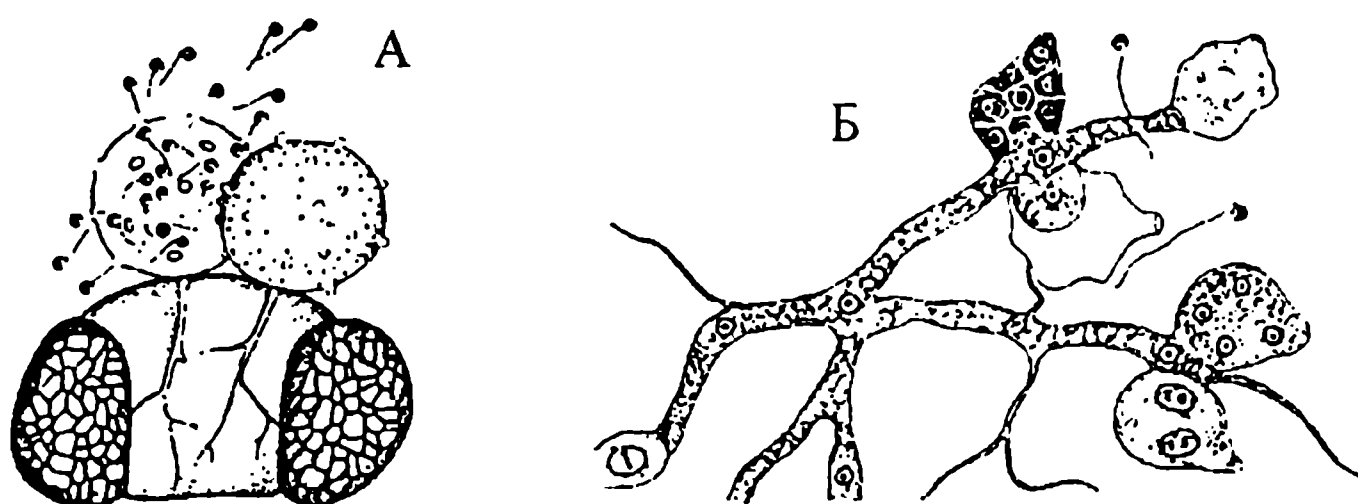


Рис. 71. *Rhizophydium haplophilum* на пыльце сосны с гаусториями.
А – один из зооспорангиев с выходящими зооспорами Б, *Polychytrium aggregatum*. Несептированный, многоядерный мицелий с зооспорангиями на различной стадии развития и двумя заднежгутиковыми зооспорами.

У полифагуса эвгленового (*Polyphagus euglenae*) одиночная клетка “центральный пузырь”, от которой отходят многочисленные “ризоиды” (рис. 72Б). Гриб питается с помощью ризоидов, захватывающих водоросли из рода эвглена и высасывающих из них питательные вещества. Отдельные экземпляры гриба могут захватывать до 50 особей эвглен (см. рис. 114).

Половое размножение происходит в форме анизогаметан-

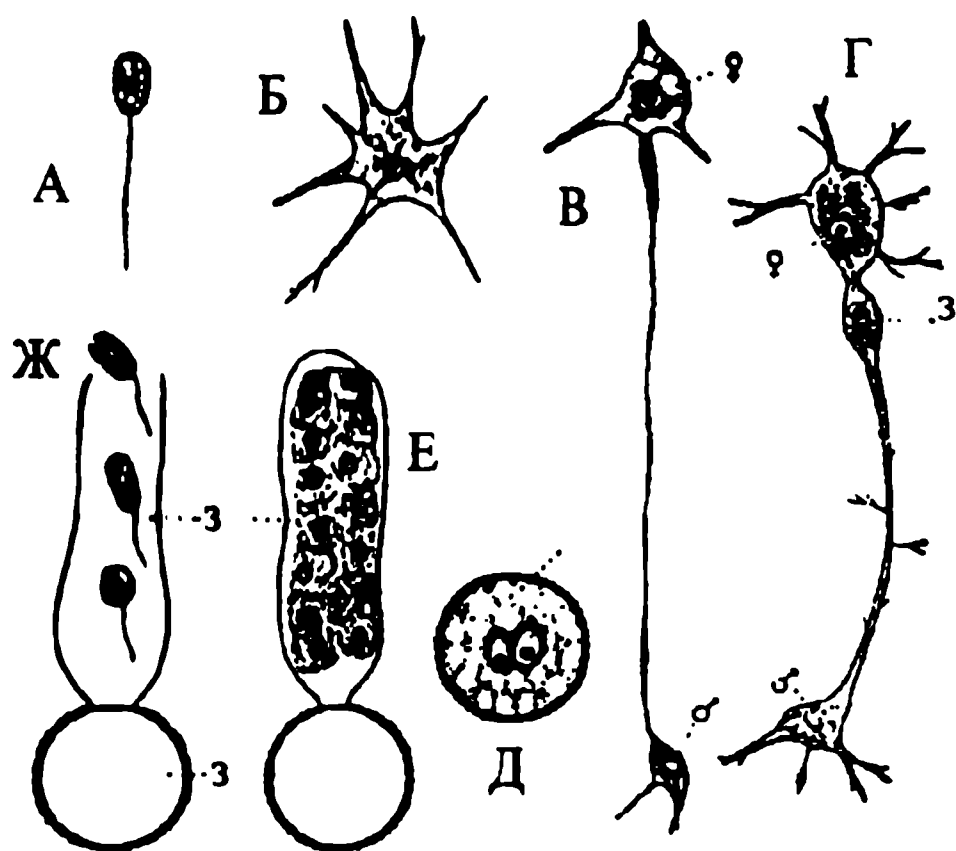


Рис. 72. *Polyphagus englenae* – Полифагус эвгленовый.

А зооспора. Б мицелий гриба с отходящими “ризоидами” В – копуляция между маленькой мужской и крупной женской особями. Г – мужское ядро в будущей зиготе (3). Д – зигота с еще не слившимися мужским и женским ядрами. Е-Ж – развитие зооспорангия, выход зооспор.

гиогамии: от мелких мужских особей растут “разыскивающие ризоиды” и они вскоре наталкиваются на “центральный пузырь” женского экземпляра (рис. 72В,Г), который поглощает их. Мужские и женские ядра копулируют. Возникшая зигота покрывается крепкой оболочкой и долгое время остается дикариотической (гипнозигота). Затем происходит слияние ядер и мейоз. После чего возникает зародышевый зооспорангий, в котором формируются многочисленные мейозооспоры (рис. 72 Е,Ж). Зооспоры выходят наружу и прочно прикрепляются к эвгленам, покрываются оболочками, цистируются и после этого циста прорастает в новый центральный пузырь с ризоидами, которые потом захватывают новые эвглены.

Семейство хитридиевых (*Chytridiaceae*) объединяет моноцентрические формы, а представители семейства мегахитридиевые (*Megachytridiaceae*) имеют полицентрические талломы со многими пузырьревидными зооспорангиями, соединенными нитями ризоидов. Половое размножение у немногих исследованных случаях – гаметангиогамия. У видов рода зигохитриум (*Zygochytrium*) растут обе одинаковые копулирующие друг с другом гифы, на концах которых они расширяются и сливаются (рис. 73), в результате образуется гипнозигота с крепкими стенками.

Имеются случаи, когда копулируют участки гиф с многоядерным гаметангиями. Такой половой процесс сильно напоминает аналогичную форму полового процесса у зигомицетов (*Zygo-*

mycetes). В то время как у хитридиевых грибов гетерофазной смены поколений нет, ее мы часто находим в следующем порядке.

Порядок Blastocladales – Бластокладиевые. Мицелий многоядерный, часто ветвистый, иногда у высших представителей с псевдосептами. Обитают в пресных водоемах как сапрофиты на трупах насекомых и растительных остатках. Некоторые являются паразитами личинок комаров, нематод и цианей.

Бесполое размножение как и у хитридиевых. Половой процесс в форме изо-, или анизогамии. У большинства представителей цикл развития со сменой поколений. Особенности полового размножения можно пояснить на примере рода алломицес (*Allomyces*). Этот “эукарпический” почвенный гриб имеет обильно ветвящийся мицелий с многоядерными гифами. Цикл развития гапло-диплоидный с изоморфной сменой поколений (рис. 74).

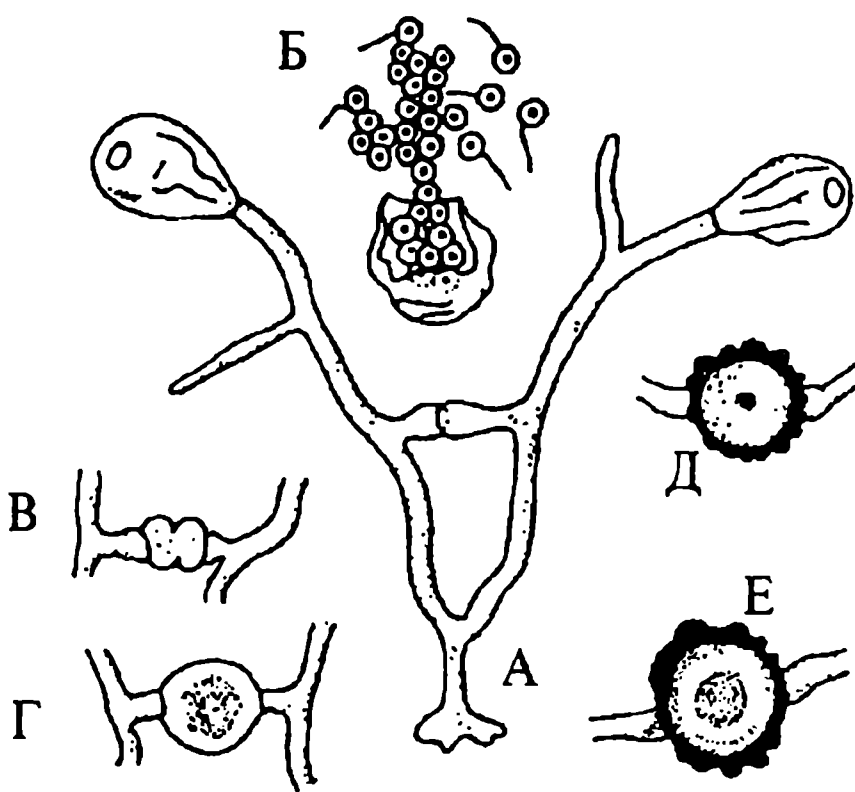


Рис. 73. Цикл развития *Zygochytrium aurantiacum* – Зигохитриум оранжевый

А – гифы с двумя верхушечными, опущенными зооспорангиями и двумя копулирующими гаметангиями (к). Б – зооспорангий с выходящими зооспорами. В-Д – образование зиготы при копуляции гаметангиев. Е – зрелая гипозигота, “зигоспора”.

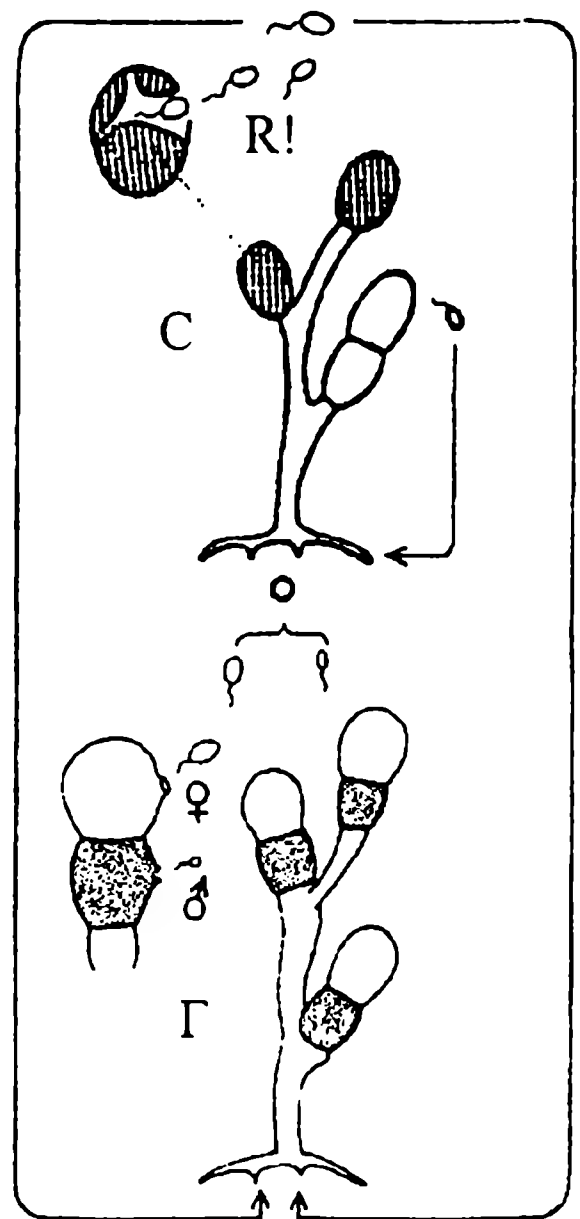


Рис. 74. Схема цикла развития видов рода *Allomyces*. Тонкие линии – гаплофаза; толстые линии – диплофаза. Г – гаметофит. С – спорофит. R – редукционное деление.

Гаметофит образует на концах гиф гаметангии, отделенные поперечными перегородками. Женский гаметангий сидит обычно на мужском гаметангии. Гаметы у обоих выходят через открывающееся отверстие; мужские гаметы мельче женских и благодаря гамма-каротину окрашены в красный цвет; женские гаметы бесцветные. Они выделяют половой гормон сиренин, привлекающий хематаксически мужские гаметы. После копуляции возникает зигота, вначале жгутиковая, из которой возникает спорофит, по размерам похожий на гаметофит. На гифах спорофита развиваются 2 типа зооспорангиев. Боковые, тонкостенные, парные, сидящие друг над другом, открываются горлышками. В них формируются диплоидные зооспоры, которые прорастают в новый спорофит. На верхушках гиф возникает второй тип зооспорангиев – с толстостенными, темно окрашенными стенками. Они полностью опадают. После периода покоя в них в результате редукционного деления возникают гаплоидные мейозоспоры, из которых вырастает гаметофит.

Группа алломицес представлена видами *A. arbusculus* (мужской гаметангий на женском) и *A. macrogynes* (женский гаметангий на мужском). Довольно обычны гибриды обоих видов, образующие различные полиплоидные варианты.

Виды рода бластокладиелла (*Blastocladiella*) представлены холокарпическими формами (рис.75). Весь пузыревидный мицелий превращается в гаметангий. Окрашенные каротином изогаметы формируют зиготу, прорастающую в спорофит. Спорофит формирует либо митоспорангий (с диплоидными зооспорами), либо мейоспорангий. Два вида бластокладиеллы паразитируют на цианеях.

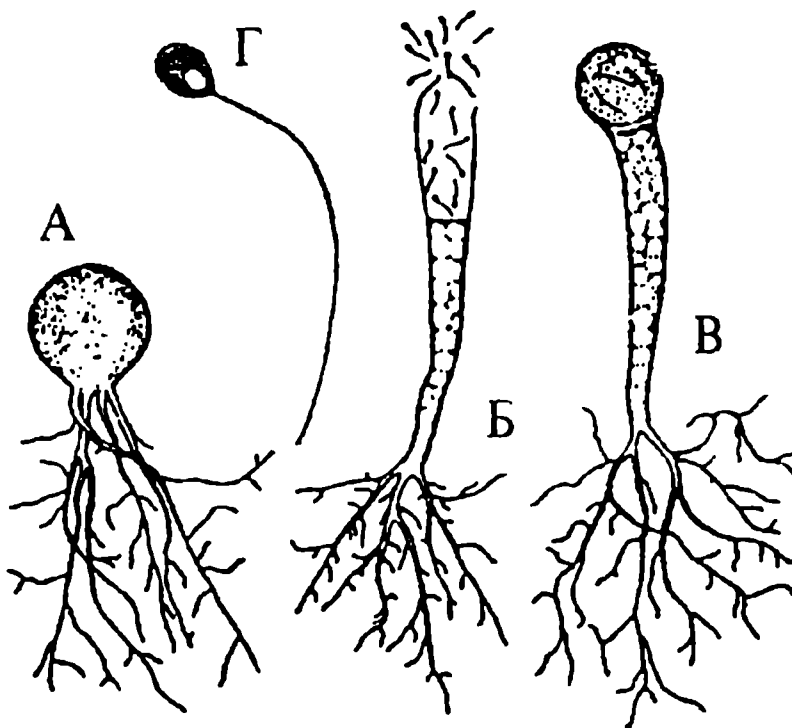


Рис.75. Бластокладиеллы, *Blastocladiella variabilis* – Бластокладиелла изменчивая. А спорофит. Б зооспорангий с выходящими зооспорами. В покоящийся зооспорангий. Г зооспора.

Класс Zygomycetes – Зигомицеты

Зигомицеты имеют хорошо развитый несептированный, многоядерный (ценоцитный, сифональной ступени организации, как таллом у сифоновых водорослей) мицелий. Отдельные представители имеют мицелий с поперечными стенками.

Основная особенность зигомицетов отражена в названии класса. Половой процесс – *зигогамия*, при котором сливается содержимое двух гаметангиев (рис. 77 А–Г). Верхушки двух гиф последовательно срастаются и отделяются от остальной части мицелия поперечными перегородками, превращаясь в многоядерные гаметангии, не содержащие гамет. У некоторых видов копулирующие гифы принадлежат одному мицелию (гомоталлические виды), у большинства – к разным мицелиям (гетероталлические виды). После слияния гаметангиев возникает покоящаяся зигота, называемая *зигоспорой*.

Бесполое размножение – неподвижными спорангиоспорами, возникающими внутри спорангия (рис. 77А,Б). Они многоядерные, покрыты оболочкой и при разрыве стенки спорангия распространяются воздушными потоками.

Большинство зигомицетов – сапрофиты, но есть паразиты насекомых и хищные виды. Многие зигомицеты образуют микоризу с корнями высших растений, особенно в тропиках.

Систематика. По особенностям бесполого размножения выделяют 4 порядка.

Порядок Mucorales – Мукоровые. Бесполое размножение спорангиоспорами, реже конидиями. К этому порядку принадлежат почвенные плесневые грибы, преимущественно сапрофиты, реже паразиты на растениях и животных. Споры в большом числе образуются в спорангии, причем рассеиваются после разрыва оболочки спорангия. Реже в спорангии образуется лишь несколько или даже одна спора. Такие спорангии называют спорангиолами. “Зигоспора” возникает в результате копуляции двух разных гиф.

В качестве типичного представителя рассмотрим головчатую плесень (*Mucor mucedo*) с сильно разветвленным, несептированным мицелием. Этот гриб образует белую плесень на хлебе, навозе и т.д. Гифы мицелия пронизывают субстрат и

получают из него питательные вещества. Это питающие гифы. К верху от них вырастают спороносцы, несущие спорангии (рис. 76). Спорангии приспособлены к наземной жизни. Стенка спорангия и оболочки спор устойчивы к высыханию. Споры округлые, многоядерные и долгое время сохраняют способность к прорастанию. Часть спороносца внутри спорангия называют колонкой.

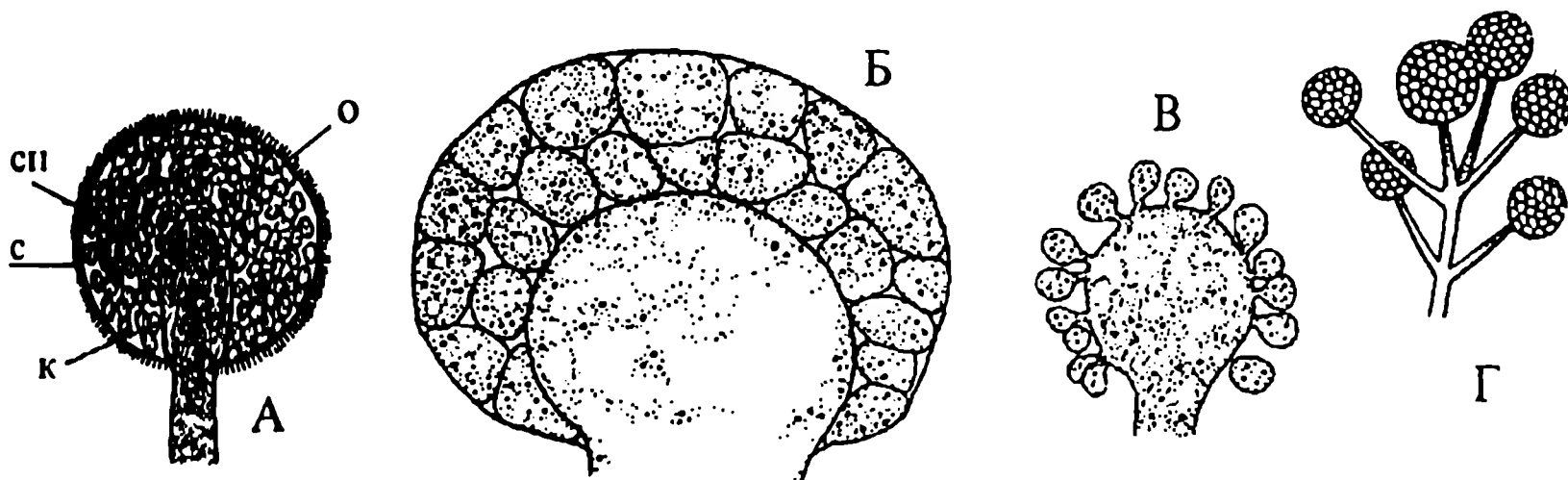


Рис. 76. Мукоровые.

А – спорангий в продольном разрезе: к – колонка, о – оболочка спорангия, с – споры. Б – разрез через зрелый спорангий с многоядерными гаплоидными спорами. В – образование конидий; Г – *Thamnidium*.

С эволюционной точки зрения интересен переход от эндогенных спорангиоспор к экзогенным конидиям. Так, род тамнидиум (*Thamnidium*, рис. 76 Г) наряду с крупными спорангиями, как у мукора, развивает многочисленные мелкие на боковых ответвлениях мицелия, спорангиолы. Они не имеют колонок и содержат по несколько спор. Близкий к нему род хетокладиум (*Chaetocladium*) крупных спорангиев не имеет, а спорангиолы превратились в конидии с одной спорой (рис. 77К).

Половое размножение мукоровых возникает, когда встречаются мицелии противоположных знаков (+ и –). Две гифы мицелия вздуваются на концах и верхушки их соприкасаются. Верхушки гиф многоядерные, они отделяются поперечной перегородкой от остальной части несущей гифы. Так возникают гаметангии. В месте их соприкосновения стенки растворяются и содержимое гаметангиев сливается. При этом сливаются вначале цитоплазмы, а ядра располагаются парами. Зигота покрывается толстой, многослойной оболочкой и возникает зигоспора. На ней сохраняются остатки гиф, их называ-

ют суспензорами (рис. 77,с). После периода покоя происходит кариогамия, ядра “+ и -” сливаются. Зигота (зигоспора) после мейоза прорастает в зародышевый мицелий, на котором возникает зародышевый спорангий (рис. 77И), содержащий генетически различные, одноядерные споры. Спорангиоспоры (митоспоры), возникающие в спорангиях, отличаются тем, что они многоядерные и генетически однородные. Многоядерные и одноядерные споры прорастают в гаплоидный мицелий.

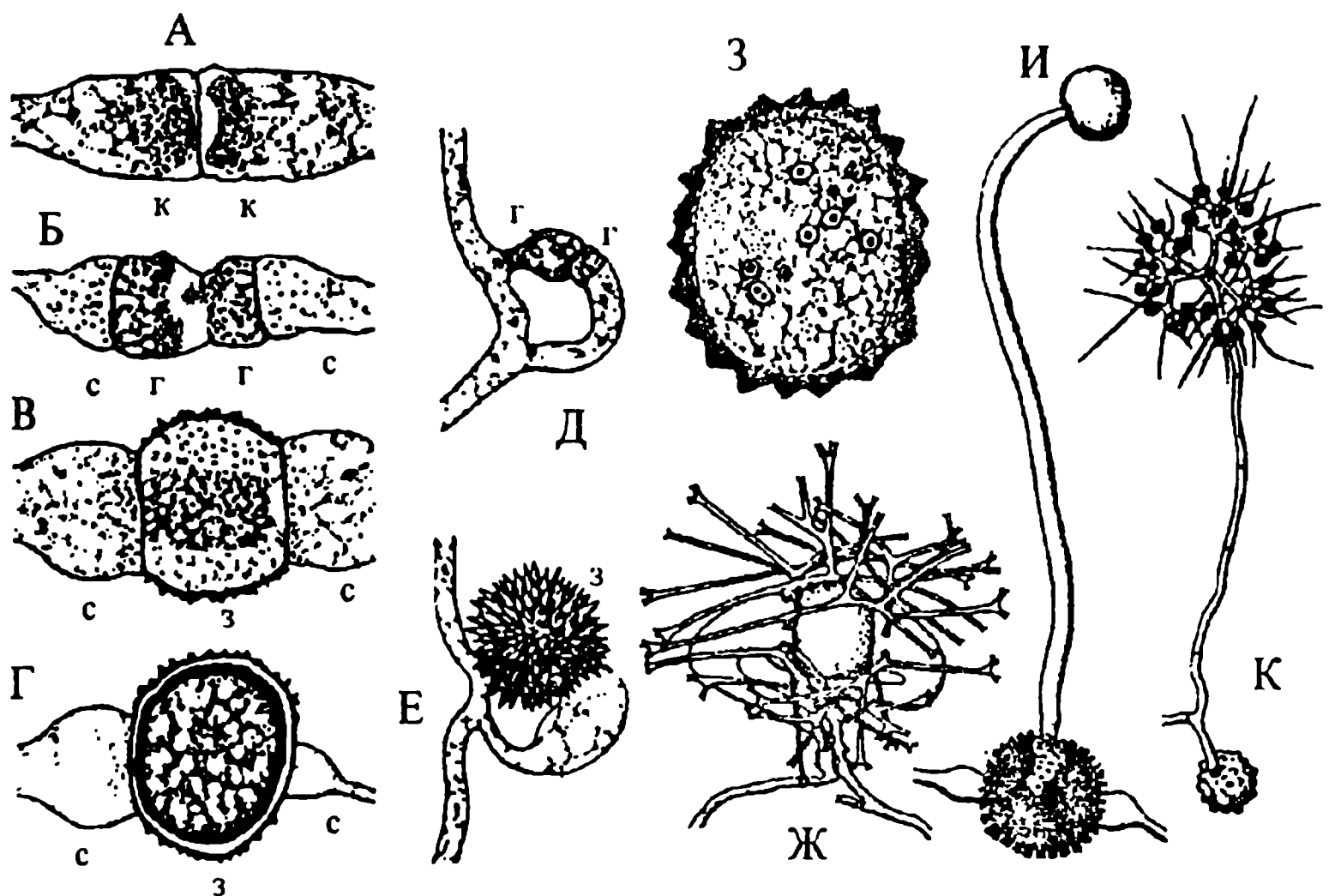


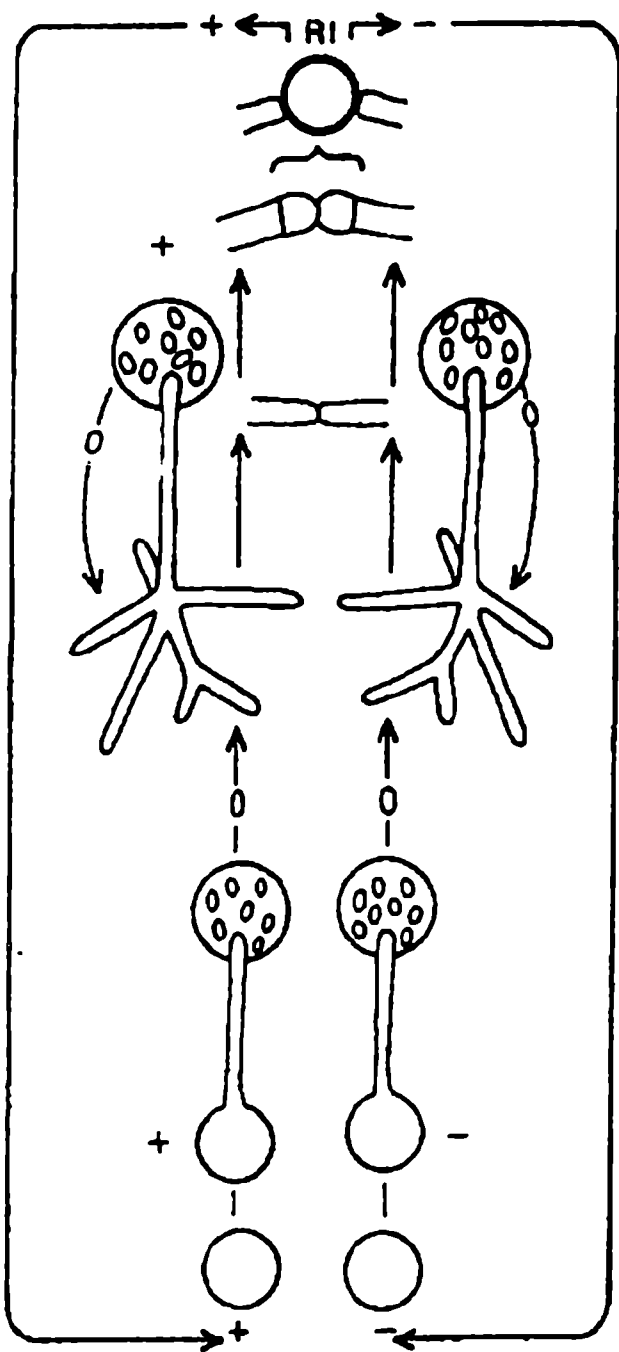
Рис. 77. Мукоровые.

А-Г – формирование гаметангиев и образование зиготы (зигоспоры); к – копулирующие гифы, г – гаметангии, с – суспензоры, з – зигота. Д, Е – то же у *Zygorrhynchus moellri*. Ж – *Phycomyces blakesleeanus*, зигота с покровами из гиф. З – *Mucor hiemalis*, зигота с гаплоидными и сливающимися диплоидными ядрами. И – *Mucor mucedo*, проросшая зигота с зародышевым спорангием. К – *Chaetocladium jonesii*, прорастание зиготы в конидиеносец с конидиями.

Цикл воспроизведения у мукоровых – гаплоидный. Гаметангиогамия у двудомных видов происходит в форме изогаметангиогамии (рис. 77А) или в форме анизогаметангиогамии (рис. 77Д). У некоторых представителей (род *Phycomyces*) зигота окружена сплетением из гиф, все это образование представляет как бы плодовое тело гриба (рис. 77Ж). Еще более

четко это проявляется у видов рода мортиерелла (*Mortierella*). Зиготы обычно окружены толстым войлоком из вегетативных гиф. Самые наружные части обычно буреют и напоминают плодовое тело.

Виды мукора обильны на окультуренных почвах. В Юго-Восточной Азии некоторые виды мукора (*M. racemosus*, *M. genevensis*) как мукоровые дрожжи используют для получения алкогольных напитков. Отдельные виды мукоровых вызывают заболевание легких у птиц. *Mucor ragonuchia* вызывает дерматомикозы у человека, *M. pusillus* и другие виды поражают центральную нервную систему и органы слуха человека (рис. 78).



дает в пищеварительный тракт животных. Там оболочка спорангия разрушается, споры освобождаются и на навозе снова прорастают.

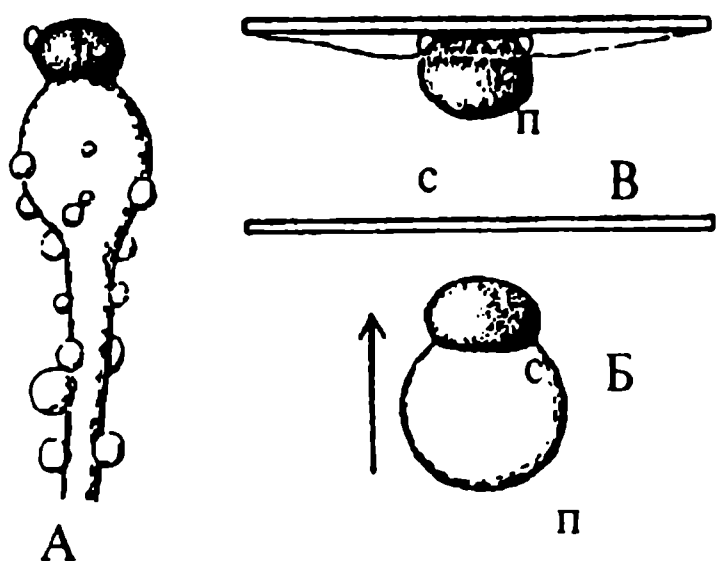


Рис. 79. Мукоровые.
Род пилобус.

А – спорангиеносец со спорангием (с) и трофоцитом. Б – зрелый спорангий. В – после приклеивания спорангия к субстрату; п – слизистая головка спорангия.

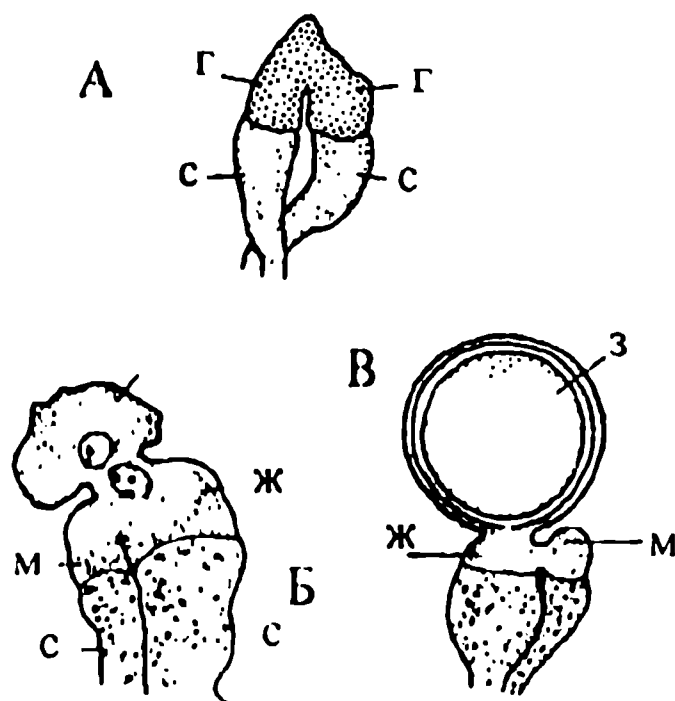


Рис. 80. Порядок эндогоновые,
род Эндогона. Оплодотворение.

А – копуляция: г – гаметангии, с – суспензор. Б – разрастание зиготы после перехода ядра из мужского (м) гаметангия в женский (ж). В – зрелая зигота (з).

Порядок Endogonales – Эндогоновые. Род эндогона (*Endogone*) как и другие рода этого порядка образуют подземные плодовые тела клубневидной формы. Они развиваются в результате сплетения гиф мицелия и представляют собой округлые тельца до 2–3 см в диаметре. Внутри них находится несколько округлых моноспоровых спорангиев без колонки.

Зигота образуется в результате слияния гаметангиев. Две соседние гифы отчленяют участки, которые содержат только по 1 ядру. Ядро из меньшего гаметангия переходит в больший (анизогаметангиогамия), а затем оба ядра и цитоплазма переходят в вырост, образуемый большим (женским) гаметангием. Из него и развивается зигота (рис. 80).

Представители порядка живут как сапрофиты в почве, в моховой подстилке или на растительных остатках. Их неклеточный мицелий образует эндотрофную микоризу с корнями высших растений, например, земляники, яблони, томатов, пшеницы, других злаков и травянистых растений.

Порядок Entomophthorales – Энтомофторовые. Бесполое размножение только конидиями, которые с силой отбрасываются от конидиеносца. Копуляция гаметангиев происходит между двумя гифами или же между боковыми клетками гифы (рис. 81Д). Зигота возникает как у эндогоновых.

Мицелий этих грибов в зрелом состоянии разделяется поперечными перегородками на отдельные многоядерные или одноядерные участки (рис. 81Г,Д).

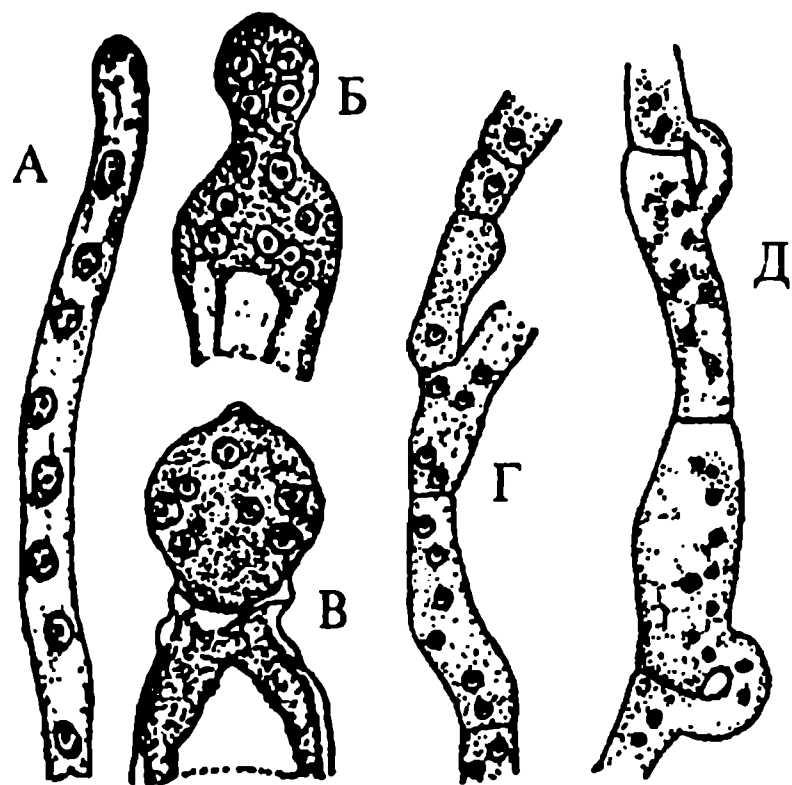


Рис. 81. Энтомофторовые.

А-В *Entomophthora muscae*. А – участок гифы, выступающий из мухи. Б – из верхушки гифы возникает конидиеносец. В – образование конидии. Г – молодая гифа энтомофторы. Д – оплодотворение между соседними клетками.

Известнейший представитель энтомофтора муховая (*Entomophthora muscae*) вызывает осенью эпидемию у комнатных мух. Осенью часто можно видеть мертвых комнатных мух на оконных стеклах, плотно приклеенных к стеклу и окруженных ореолом из белого налета. Этот налет образуют многоядерные конидии, которые отстреливаются на расстояние 1-2 см от конидиеносца. Конидии прорастают в короткую гифу, внедряющуюся в муху через тонкие места хитинового покрова или через

дыхательные отверстия. На гифе снова возникают конидии, и так происходит несколько раз. Конидии окружены слизистой оболочкой, которая обеспечивает их прилипание. Попадая на муху, конидия прорастает в септированную гифу, заражающую муху. В жировом теле мухи гифа разделяется на многоядерные клетки. Они делятся и током крови разносятся по всему телу. Через 2-3 дня муха погибает, и на ней снова возникают конидии (рис. 81 Б,В). У высохших мух находятся покоящиеся клетки (цисты) гриба, с толстыми оболочками, которые обеспечивают переживание неблагоприятных условий, зиму и сухость.

Энтомофторовые грибы вызывают массовую гибель многих видов насекомых: тлей, комаров, саранчовых, совок, пчел и др. Обнаружена специализация паразитов к видам хозяев.

Порядок Zoopagales – Зоопаговые. Бесполое размножение конидиями, которые не отбрасываются активно. Половое размножение – типичная зигогамия. Зоопаговые – облигатные хищные грибы, улавливающие амсб, нематод, личинок насекомых. Мицелий очень тонкий, многоядерный, вначале неклеточный, а в зрелом состоянии делится перегородками на отдельные участки. Поверхность гиф клейкая, что способствует улавливанию животных. После прикрепления гиф гриба к телу животного они проникают в тело жертвы. Обычно с помощью гаусториев, либо непосредственно гифами мицелия.

Филогения зигомицетов. Отсутствие целлюлозы в стенках гиф и зигогамный половой процесс дают основание полагать, что зигомицеты имеют общих предков с хитридиевыми грибами. Вероятно, зигомицеты произошли от каких-то хитридиевых, утративших подвижные зооспоры в связи с наземным образом жизни.

Эволюция в пределах класса шла в от несептированного, многоядерного мицелия к септированному. Эту тенденцию в эволюции подтверждает и анализ бесполого размножения. От спорангиоспор, развивающихся в спорангиях мукоровых, затем переход к конидиям у энтомофторовых и зоопаговых. В основание системы Е. Гейманн (1964) ставит порядок мукоровые с простым типом полового процесса и многоспоровыми спорангиями. От них развились остальные порядки. При этом у энтомофторовых и зоопаговых происходил переход к конидиальному спороношению. Это уклонившаяся ветвь эволюции зигомицетов в связи с паразитическим образом жизни.

Класс Trichomycetes – Трихомицеты. Систематическое положение этого класса не совсем ясно. Он объединяет несколько родов с 60 видами. Это грибы-паразиты. Паразитируют на водных и наземных насекомых, ракообразных и многоножках. Мицелий их сильно редуцирован, стенка гиф клейкая, состоит из галактозимирина и галактана. Половой процесс – гаметангиогамия, в результате его возникает зигоспора. Бесполое размножение – спорами, возникающими в спорангии прямо

на гифе. У некоторых видов спора имеет длинный нитевидный придаток, который вначале закручен вокруг её до выхода из спорангия. Очевидно придаток служит для захвата животного.

По форме полового процесса близки к зигомицетам.

Класс *Ascomycetes* – Аскомицеты

Аскомицеты, или сумчатые грибы, – один из обширных классов грибов, охватывает около 30 000 видов, разнообразных по строению и образу жизни, т.е. около 30% всех до сих пор известных грибов.

Вегетативное тело аскомицетов, как правило, представлено хорошо развитым гаплоидным мицелием, состоящим из септированных гиф. *Септы* образуют простые поры, через которые движется цитоплазма, а также могут мигрировать различные органеллы. У некоторых низших аскомицетов (например, дрожжевых грибов) мицелий не развит и представлен одиночными почкующимися клетками, образующими псевдомицелий.

Стенки гиф состоят из хитина и глюканов. У дрожжевых грибов содержится очень мало хитина, большую часть клетки (80-90%) составляют глюканы. У большинства представителей гифа состоит из двух слоев: внутренний – светлый, толстый и бесструктурный; внешний – тонкий, темный.

Типичный для аскомицетов половой процесс – слияние двух специализированных гаметангиев, содержимое которых не дифференцировано на гаметы. При половом размножении образуются характерные булабовидные или цилиндрические мейоспорангии, называемые *асками* или *сумками*. Формирование асков – основной признак аскомицетов. В аске происходят следующие процессы: сливаются ядра – кариогамия; образуется диплоидное ядро; происходит мейотическое деление этого ядра; обычно после мейоза каждое из 4 ядер делится митотически еще раз; свободное образование аскоспор – часть цитоплазмы аска – обособляется вокруг ядер и покрывается оболочкой. В типичном случае аск (сумка) содержит 8 аскоспор. Хотя их может быть и 2, 4, 8, 32 и даже больше. Аскомицеты и получили свое название за мейоспорангий – аск с эндогенными гаплоидными аскоспорами.

Бесполое размножение аскомицетов осуществляется кони-

диеспорами или конидиями. Типичные конидии образуются на гаплоидном мицелии экзогенно, редко эндогенно, на конидиеносцах разного строения. Конидиальное спороношение очень широко распространено среди аскомицетов.

Аскомицеты широко распространены в лесной почве, на лесной подстилке, где живут как сапрофиты. Сюда относятся весенние грибы сморчки и строчки с крупными плодовыми телами. Довольно обычны среди аскомицетов и грибы-паразиты различных растений. Некоторые аскомицеты обитают в морях и пресных водоемах. В то же время многие аскомицеты известны как продуценты биологически активных веществ – антибиотиков, витаминов, ферментов и алкалоидов.

Систематика. При построении системы аскомицетов, т.е. при разделении класса на подклассы и порядки, за основу принимали такие признаки, как плодовые тела, особенности полового процесса и строения сумок, развитие которых происходило в условиях приспособления к рассеиванию аскоспор. Й. Шретер (1897) разделил аскомицеты по наличию плодовых тел на два подкласса: голосумчатые грибы (*Hemiasci*) и плодосумчатые, или настоящие аскомицеты (*Euascil*).

В настоящее время при построении системы аскомицетов за основу, в первую очередь, принимают такие признаки: различие в возникновении сумок; строение и способ их вскрытия; особенности полового процесса, а также развитие и форма плодового тела. По оцениваемым признакам в классе выделяют 4 подкласса.

Подкласс Endomycetidae (=Hemiascomycetidae) – Эндомицеты, или голосумчатые грибы. Это наиболее примитивная группа аскомицетов, их называют первичными аскомицетами. Половой процесс хологамный, копулируют вегетативные клетки, как у зигомицетов. Сумки образуются либо из зиготы, либо из диплоидного мицелия. Сумки *протуникатные*. Они имеют тонкую не дифференцированную оболочку, которая разрушается или растворяется, пассивно освобождая аскоспоры. Такая сумка лишь формирует споры, но не рассеивает их.

Грибы этого подкласса часто живут на сахаристых субстратах, например, в нектаре цветковых растений, на сахаристых выделениях древесных растений (березе, клене и др.).

Подкласс включает три порядка.

Порядок Endomycetales – Эндомицетовые. У грибов этого порядка сумки на мицелии расположены поодиночно. У многих представителей настоящий мицелий отсутствует и представлен одиночными клетками, которые размножаются почкованием. В составе порядка 3 семейства.

Семейство Dipodascaceae – Диподасковые. Представители семейства имеют хорошо развитый мицелий с многоядерными или одноядерными клетками. У диподаскуса беловатого (*Dipodascus albidus*) возникают на мицелии многоядерные гаметангии (рис. 82Ч-Ш). Они отделяются от мицелия попереч-

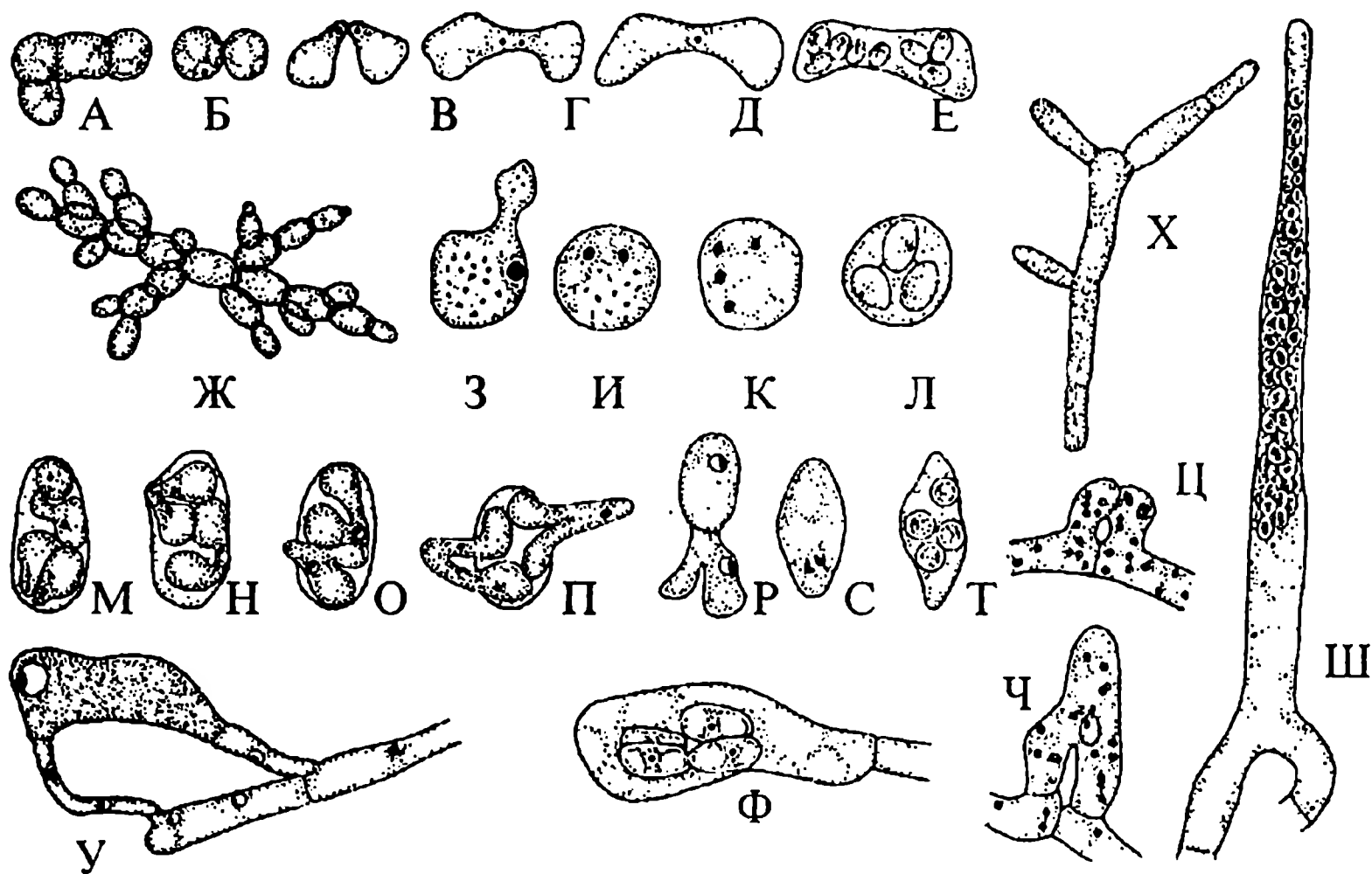


Рис. 82. Эндомицеты.

А-Е – *Schizosaccharomyces octosporus*. А – группа клеток. Б-Е – копуляция и образование аска. Ж-Л – *Saccharomyces cerevisiae*. Ж – почкование клеток. З-Л – образование аска. М-Т – *Saccharomycodes ludwigii*. М-П – копуляция проросших аскоспор в сумке. Р – формирование диплоидной клетки. С-Т – образование сумки. У, Ф – *Endomyces magnusii*, копуляция и образование сумок. Х – *Candida reukaufii*. Ц-Ш – *Dipodascus albidus*, копуляция и образование сумок.

ными перегородками (рис. 82Ч). После их слияния зигота развивается в многоспоровую, длинную сумку (рис. 82Ш). Из диплоидного ядра после мейоза возникают многочисленные гаплоидные ядра, вокруг которых обособляется цитоплазма и возникает оболочка. Так возникают многочисленные одноядерные

аскоспоры. Развитие аскоспор у диподасковых весьма сходно с образованием мейоспор у зигомицетов. Но при слиянии гаметангиев у диподасковых сливаются только два ядра, остальные дегенерируют, а у зигомицетов происходит множественная кариогамия.

Сумку диподасковых можно рассматривать как структуру, гомологичную зародышевому мицелию зигомицетов. Сходство увеличивается тем, что в сумке число аскоспор достигает нескольких десятков и строго не фиксировано.

Большинство диподасковых живет на поверхности плодов, в нектаре цветов, на сахаристых выделениях древесных растений. Реже встречаются как паразиты насекомых.

Семейство Endomycetaceae – Эндомицетовые. В отличие от диподасковых, число спор в сумке фиксировано: 4 или 8. К нему относятся в основном сапрофиты, живущие на субстратах, богатых сахарами, но отдельные виды паразитируют на растениях и животных.

Виды рода эндомицес (*Endomyces*) образуют нитчатый, септированный мицелий. У эндомицеса Магнуса (*E. magnusii*), живущего во флоэме дуба, наблюдается анизогаметангиогамия (рис. 82У, Ф), копулирующие гаметангии различаются по форме и размеру. Сумка содержит 4 аскоспоры. У эндомицеса весеннего, живущего в соке березы и других деревьев, сумки образуются апомиктически, из вегетативных клеток.

Семейство Saccharomycetaceae – Сахаромицетовые. Широко распространенная и практически важная группа грибов. Типичного мицелия нет, а есть лишь одиночные клетки, размножающиеся почкованием или делением.

Род сахаромицес (*Saccharomyces*), или дрожжи, очень важная в практическом отношении группа. Мицелий представлен одиночными клетками, которые размножаются почкованием (рис. 82Ж) или путем поперечного деления клеток (рис. 82А) у видов рода шизосахаромицес (*Schizosaccharomyces*).

Большинство дрожжей размножается бесполым путем почкованием. Оно начинается с появления на поверхности клетки сферического выроста, который увеличивается в размерах и как бы отшнуровывается от материнской клетки, оставляя на ней шрам, или иначе рубец. Старые клетки часто

сплошь покрываются рубцами (до 32 рубцов) и погибают. Если после почкования клетки не отделяется друг от друга, то возникает структура, называемая псевдомицелием или ложным мицелием (рис. 82Ж).

В качестве запасных веществ в клетках накапливается гликоген и многочисленные витамины группы В.

При половом размножении копулируют друг с другом 2 клетки, которые становятся гаметангиями. По соотношению гаплоидных и диплоидных фаз различают три типа цикла развития.

Гаплоидный тип жизненного цикла характерен для рода схизосахаромицес с длительной гаплоидной фазой. Зигота сразу после мейоза превращается в сумку (рис. 82А-Е). Гаплодиплоидный тип (рис. 82 Ж-Л) у пекарских дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae*). После образования аскоспор происходит их почкование в гаплоидной стадии. Затем следует половой процесс (копуляция двух клеток) и диплоидная зигота почкуется в диплоидной фазе. При хорошей аэрации и недостатке питания диплоидные клетки превращаются в сумки. Таким образом в жизненном цикле пекарских дрожжей две популяции – гаплоидная и диплоидная. Диплоидный жизненный цикл отмечен у сахаромикоды Людвига (*Saccharomycodes ludwigii*, рис. 82 М-Т). Гаплоидны только аскоспоры, но и они копулируют друг с другом в сумке.

Дрожжевые грибы, развивающиеся на средах, содержащих сахара, вызывают спиртовое брожение – превращают сахар в этиловый спирт и углекислый газ. Спиртовое брожение лежит в основе целого ряда пищевых производств: хлебопечения, виноделия, пивоварения, а также производства технического спирта из отходов целлюлозно-бумажной промышленности.

Пекарские дрожжи существуют только в культуре в виде многочисленных рас. Винные дрожжи (*Saccharomyces vini*) используют для получения виноградных вин.

К подклассу эндомицетов относят еще 2 небольших порядка.

Порядок Protomycetales – Протомицетовые. В нем объединены грибы, паразитирующие на цветковых растениях. Они поражают листья, стебли, цветки и плоды. Виды рода протомицес (*Protomyces*) образуют небольшие галлы на стеблях и жилках листьев. Мицелий гриба находится внутри тела рас-

тения-хозяина и состоит из крупных многоядерных клеток. На нем образуются шаровидные аскогенные клетки, в которых формируется по 4 аскоспоры.

Порядок Ascosphaerales – Аскосферовые. Аскосфера пчелиная (*Ascosphaera apis*) вызывает заболевание пчел. Это обычный паразит на личинках медоносной пчелы. Заражая личинку, гриб вызывает ее гибель, а затем мумифицирует. Мумии очень твердые, выглядят как известковые комочки, отсюда и название болезни – известковая, или каменная, детка. Сейчас это один из возбудителей микозов пчел в Европе.

Мицелий этих грибов септированный и не сходен с таковым у эндомицетов. Положение этих порядков в системе аскомицетов остается спорным. Одни микологи относят оба порядка к подклассу эуаскомицетов, другие – к подклассу тафриномицетов.

Подкласс Taphrinomycetidae – Тафриномицеты. В эту группу объединяют аскомицеты, паразитирующие на высших растениях. Эти грибы имеют дикариотический мицелий, который располагается под эпидермисом и в межклетниках тканей растения-хозяина. Плодовых тел нет.

В подклассе один порядок и один род тафрина (*Taphrina*). Тафриновые поражают растения различных семейств цветковых растений: розоцветные, березовые, буковые, вязовые, также папоротники. На зараженных растениях грибы вызывают образование галлов, “ведьминых метл”, деформации листьев и различные пятнистости. Мицелий либо однолетний, либо многолетний.

Цикл развития можно проследить на тафрине деформирующей (*Taphrina deformans*), вызывающей деформацию листьев персика (рис. 83). Аскоспоры зимуют в трещинах коры или в поч-

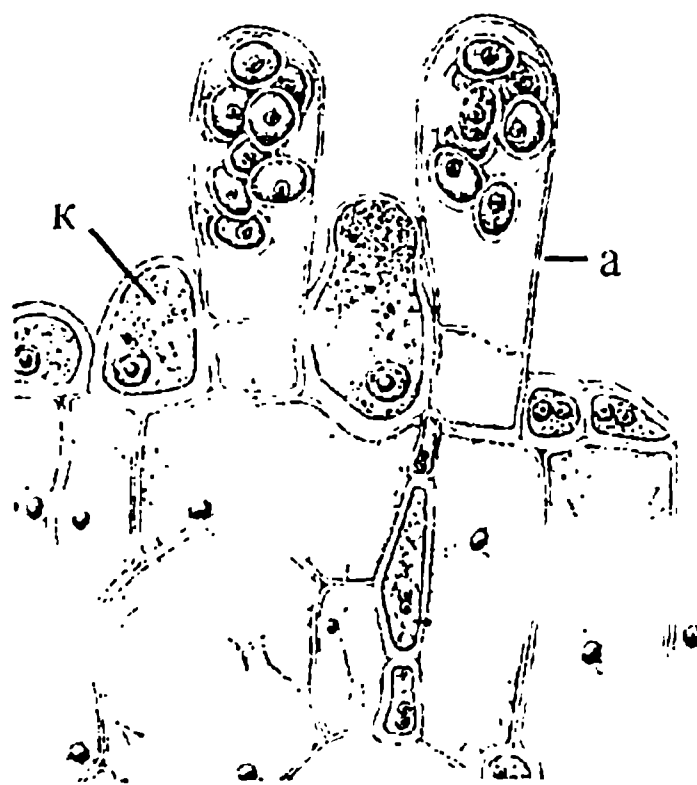


Рис. 83. Тафрина деформирующая. Карпогамия (к) и зрелые аски (а).

ках. Весной они прорастают и из них возникает дикариотический мицелий, который и заражает листья. Дикарионтизация мицелия возникает в результате деления ядра в прорастающей аскоспоре. Аски возникают из дикариотических клеток мицелия, при этом гифа расчленяется на отдельные двудерные клетки. Ядра в клетке сливаются и в верхней части клетки появляется вырост, куда и переходит диплоидное ядро. Постепенно вырост прорывает эпидермис и преобразуется в сумку, которая оказывается на поверхности пораженного органа. Аски цилиндрические или булавовидные, расположены в виде палисадного слоя. Слой асков имеет красный, оранжевый или розовый оттенок, придающий окраску пораженному органу. Диплоидное ядро в сумке делится мейотически. Затем каждое из них делится митотически и возникает 8 аскоспор. Таким образом в жизненном цикле тафриновых можно выделить два мицелия – гаплоидный, не вызывающий заражения, живущий как сапрофит, и дикариотический, паразитирующий в теле растения-хозяина.

Систематическое положение тафриновых не совсем ясно. Они по строению сумок примыкают к эуаскомицетам, но не имеют плодовых тел. Вместе с тем, у них длительно существует дикариотическая фаза, что характерно для класса базидиомицетов.

Подкласс *Laboulbeniomycetidae* – Лабульбениомицеты. К этому подклассу относят аскомицеты, мицелии которых сильно редуцированы, а сумки (протуникатные) с тонкой, быстро разрушающейся оболочкой образуются в “перитециях” структурах, сходных с плодовыми телами у эуаскомицетов (рис. 84). Половой процесс проходит в форме сперматизации.

Все лабульбениевые облигатные паразиты на насекомых или красных водорослях. Как паразиты насекомых они были обнаружены в 1852 году энтомологом Лаубельбеном.

Грибы образуют на теле насекомого пучки до 1 мм длины, выступающие на участках хитинового покрова. В подклассе около 1500 видов. Грибы проникают в хитиновый покров хозяина только темноокрашенной “ножкой” – ризоидальными структурами и с их помощью всасывают питательные веществ-

тва из живых тканей, лежащих под хитином. Выросший из аскоспоры гриб состоит из небольшого числа клеток. Сове-

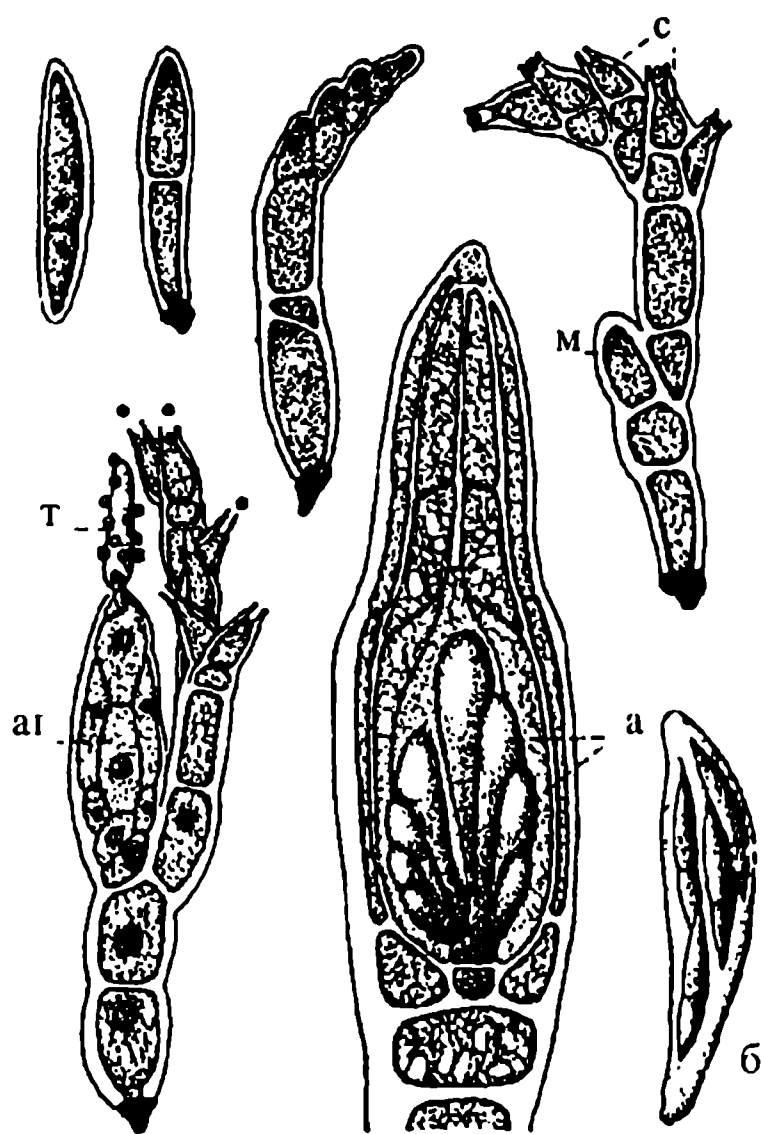


Рис. 84. Лабульбениомицеты.
Род *Stigmatomyces*.

Верхний ряд: прорастание аскоспоры, развитие сперматогониев (с) и материнской клетки аскогона (м). Нижний ряд: оплодотворение (аг – аскогон, т – трихогина). Перитеций с молодыми асками (а). Аска с 4 двуклетными аскоспорами (б).

купность этих клеток называют рецептакулом. На нем развиваются половые органы антеридий и аскогон с трихогиной (рис. 84). Половой процесс – сперматизация, как у красных водорослей. После оплодотворения аскогон делится митотически на 3 клетки. Центральная из них образует 4 аскогенных клетки, из которых и развиваются сумки. Перитеции мелкие и содержат только сумки. Перенос спор происходит при спаривании насекомых.

Лабульбениомицеты очень изолированная и специализированная группа грибов. Одни виды поселяются только на спинной поверхности хозяина, а не на брюшной, или только на передних ногах. Многие виды не только проявляют специ-

фичность в отношении места прикрепления, но являются и специфичными для пола хозяина.

Подкласс *Euascomycetidae* – Эуаскомицеты, или Настоящие аскомицеты. Представители этого подкласса имеют хорошо развитый, септированный, длительно существующий, гаплоидный мицелий (вегетативная фаза гриба). Гаплоидный мицелий состоит из одноядерных или многоядерных клеток. Септы образуются одновременно с делением ядер. Развитие септы идет от стенок гиф к центру. В центре септы остается пора. Генеративная фаза представлена женскими и мужскими гаме-

тангиями: аскогон с трихогиной, антеридий, а также аскогенными дикариотическими гифами и асками. Из гаплоидных и дикариотических гиф формируется плодовое тело.

Рассмотрим цикл развития эуаскомицетов на примере рода пиронема, в частности *Pyroneta confluens*. На гаплоидном мицелии, возникающем из аскоспоры, формируются сложно устроенные гаметангии. Женский гаметангий состоит из брюшка – аскогона и нитевидной части – трихогины (рис. 85А).

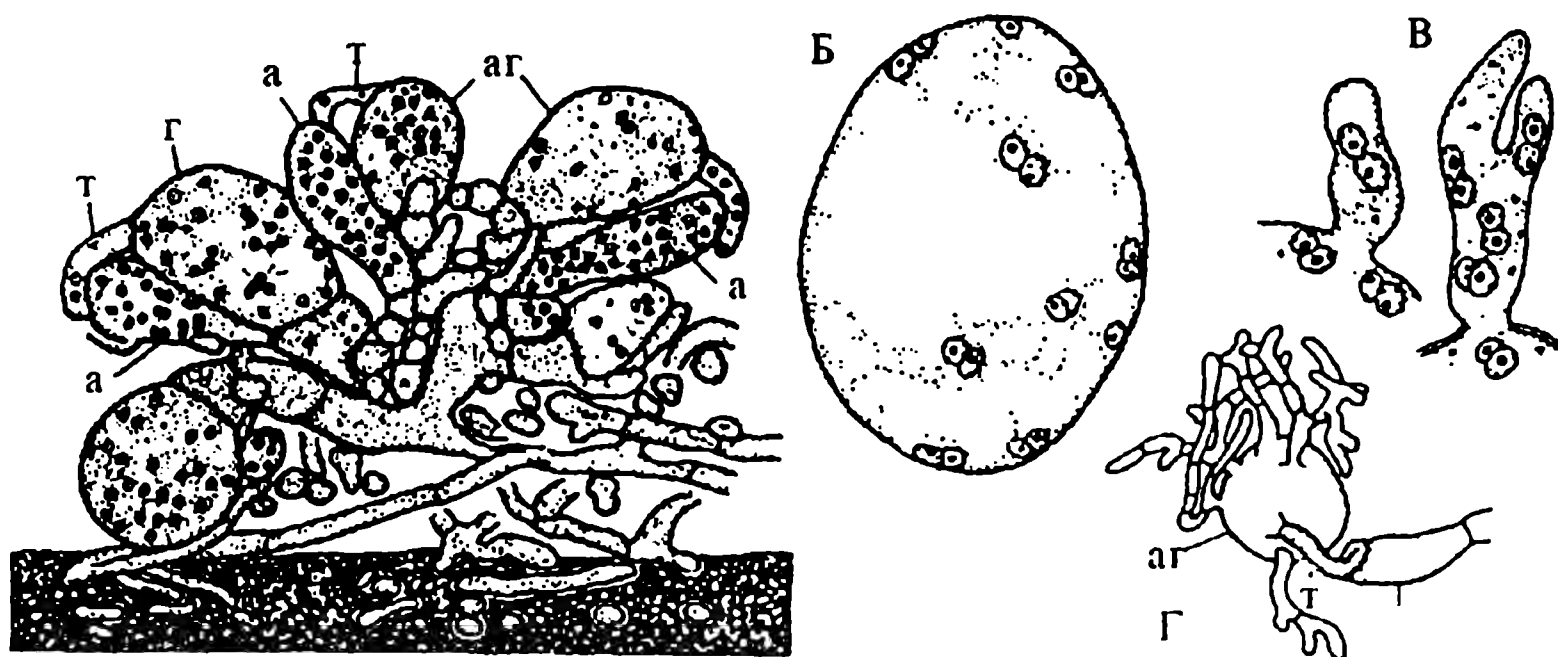


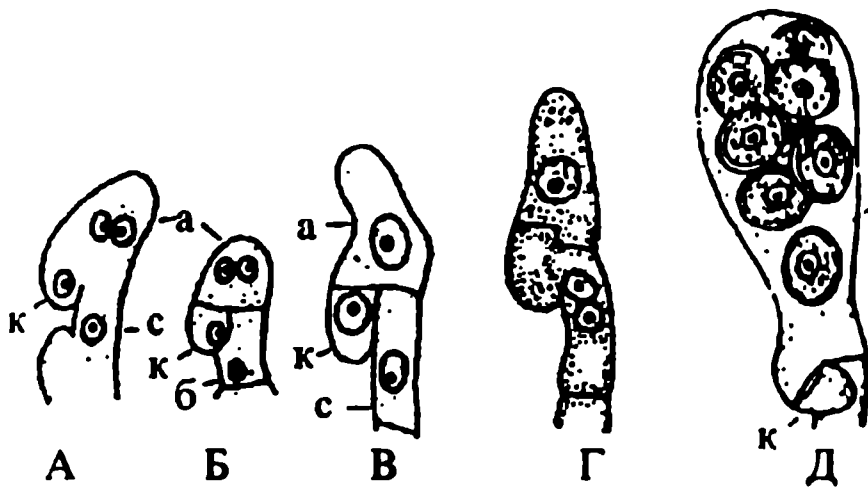
Рис. 85. Эуаскомицеты. *Pyroneta confluens* – Пиронема сливающая.

А – основание плодового тела; аг – аскогон с трихогиной (Т), а – антеридии. Б – поперечный разрез через аскогон, парами расположены мужские и женские ядра. В – вырастание из аскогона аскогенных гиф. Г – аскогон с аскогенными гифами.

Мужской гаметангий – одноклеточный. Содержимое гаметангиев не дифференцировано на гаметы. Половой процесс – типичная гаметангиогамия. При слиянии содержимого гаметангиев антеридий прикладывается к трихогине и переливает свое содержимое в аскогон. В аскогоне сначала сливаются цитоплазмы (происходит плазмогамия), а ядра ассоциируются парами, образуя дикарионы (рис. 85Б). Из аскогона начинают расти аскогенные гифы, в которые парами переходят дикарионы, где ядра синхронно делятся (рис. 85В). Аскогенные гифы могут ветвиться и разделяться перегородками на отдельные двуядерные клетки (рис. 85Г). Так возникает дикариотический мицелий.

Дикариотический мицелий содержит мужские и женские ядра. На нем развиваются аски по способу крючка (рис. 86А-Г).

Рис. 86. Формирование сумок у пиромы по способу крючка.



А-Г развитие сумки. Д — молодая сумка с аскоспорами; а — начальные стадии формирования сумки, к — крючок, б — базальная клетка (пояснения в тексте).

Верхушка гифы загибается крючком. Ядра дикариона располагаются в месте перегиба и синхронно делятся. Из четырех возникших ядер — 2 остаются в месте перегиба крючка, одно из ядер переходит в крючок, а четвертое ядро остается в основании клетки. Затем возникают две перегородки, отделяющие одноядерную клетку крючка и ядро в базальной клетке. Обе эти клетки затем сливаются и дикариотическая фаза восстанавливается, из нее может сформироваться повторно крючок. Срединная двуядерная клетка развивается в аск. Она увеличивается в размерах (рис. 86 Г, Д). Ядра сливаются, происходит заключительная стадия полового процесса — кариогамия. Диплоидное ядро делится редукционно и возникает 4 гаплоидных ядра. Каждое из них делится митотически и образуется 8 ядер. Вокруг них обособляются участки цитоплазмы, возникают оболочки путем инвагинации общей мембраны и формируется 8 гаплоидных аскоспор. Споры свободно расположены в сумке в остаточной цитоплазме, называемой эпиплазмой. У других аскомицетов сумки образуются без крючка из аскогенных гиф, или из их конечных клеток, или же их боковых выростов.

К моменту созревания аскоспор в эпиплазме происходит превращение гликогена в сахар. При этом тургорное давление в сумке возрастает до 10-13 атмосфер и аскоспоры с силой выбрасываются на расстояние до 10 см и более.

Как уже отмечалось, аскогенные гифы увеличивают число сумок, а следовательно и число аскоспор из одного аскогона. Формирование сумок по способу “крючка” с восстановлением дикариона в его базальной клетке и повторное образование на ней крючков обеспечивает расположение сумок пуч-

ком или слоем, называемым гимением, что облегчает активное освобождение спор.

Итак, в цикле развития эуаскомицетов выделяется три фазы: длительная гаплоидная, в течение которой происходит бесполое размножение конидиями; непродолжительная дикариотическая (аскогенные гифы) и очень короткая – диплоидная (молодая сумка с диплоидным ядром).

Для многих аскомицетов характерна редукция полового процесса. У некоторых из них антеридии не развиваются и их функцию выполняют конидии, или специализированные мелкие клетки *спермации*. Спермации образуются на другом от аскогона мицелии и переносятся токами воздуха, каплями дождя или насекомыми. Нередко трихогина хемотропична и подрастает к спермациям или конидиям совместимого типа. Наконец, развитие дикариотического мицелия и аскоспор может происходить путем автогамии и апомиктически.

Эуаскомицеты имеют плодовые тела, в которых располагаются половые органы и сумки. Плодовые тела начинают свое развитие после плазмогамии. Гаплоидные гифы гриба, на котором развились половые органы, оплетают аскогенные гифы и сумки, заключая их в оболочку плодового тела – *перидий*. Перидий – это сплетение гаплоидных гиф в виде псевдоплектенхимной ткани. Он формируется на ранних стадиях развития плодового тела. Различают 2 основных типа формирования плодовых тел. *Аскогимениальный тип* развития плодового тела характеризуется тем, что аскогон и антеридии размещены открыто на гаплоидном мицелии. После образования аскогенных гиф, перед развитием сумок, образуется стенка плодового тела – перидий и внутри его располагается палисадный слой – *гимений*, состоящий из бесплодных гиф – парфиз, между которыми образуются сумки (рис. 87).

Различают следующие типы настоящих плодовых тел:

1. *Клейстотеции* – замкнутые плодовые тела. Сумки в них разбросаны без видимого порядка (рис. 88, 90).

2. *Перитеции* – полуоткрытые плодовые тела с узким отверстием на вершине. Сумки внутри образуют гимений. Споры выбрасываются активно (рис. 93А, 94 Д).

3. *Апотеции* – открытые плодовые тела, сумки располагаются в виде палисадного слоя, образуя гимений (рис. 87, 91).

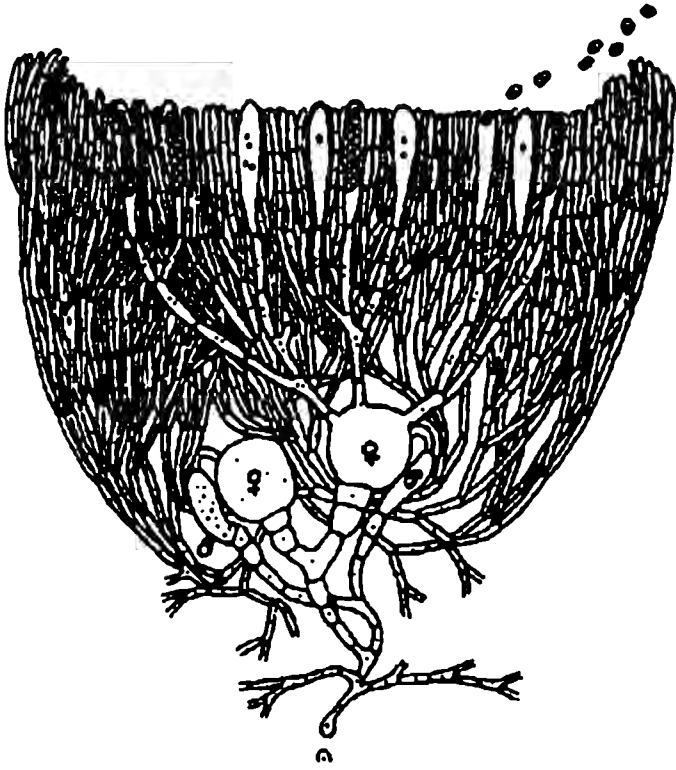


Рис. 87. Схема плодового тела у зуаскомицетов.

Тонкие линии – гаплоидный мицелий; толстые линии – дикариотический мицелий (аскогенные гифы). Наверху палисадный слой из сумок различного возраста и парфиз гимений.

Асколокулярный тип формирования плодового тела характеризуется тем, что гаплоидные гифы гриба сплетаются в клубок, образуя *строму* (плектенхиму). Внутри стромы возникают половые органы. Возникшие в результате полового процесса аскогенные гифы раздвигают или разрушают гифы внутри стромы, образуя в ней полости – *локулы*. Каждая локула содержит одну или несколько сумок. По внешнему виду локула с сумкой, называемая аскостромой, очень похожа на перитеций, но у них нет собственного перидия, как у настоящих плодовых тел, их оболочкой служит плектенхима стромы. Поэтому это ложные плодовые тела – пседотеции, псевдоперитеции и псевдоапотеции.

Для зуаскомицетов характерны *эутуникатные* сумки, лишь очень немногие группы имеют протуникатные сумки. Эутуникатные сумки имеют плотные оболочки, и часто – специальные приспособления для рассеивания спор. Среди них различают *унитуникатные* и *битуникатные*. Оболочка унитуникатной сумки тонкая, однослойная, на верхушке имеется аппарат для ее вскрытия. По способу вскрытия различают *оперкулятные* и *инопрекулятные* сумки. Оперкулятные унитуникатные сумки вскрываются на вершине крышечкой (рис. 89А). Инопрекулятные – порой на верхушке сумки (рис. 89Б), при этом верхушка сумки имеет апикальное утолщенное кольцо или утолщенные оболочки. Это кольцо сомкнуто и открыва-

ется под влиянием тургорного давления, возникающего в сумке. Оба типа сумок активно рассеивают споры. Битуникатные сумки имеют двухслойную оболочку, состоящую из жесткого наружного слоя и эластичного внутреннего (рис. 89Г). При созревании аскоспор наружный слой разрушается, а внутренний под влиянием тургорного давления растягивается и аскоспоры активно разбрасываются.

При разделении эуаскомицетов на порядки принимают во внимание строение сумок и плодовых тел. По этим признакам выделяют 4 группы на уровне надпорядков.

Группа протуникатные. Сумки протуникатные, стенки сумок тонкие, не дифференцированные и разрушаются при созревании аскоспор, так что споры рассеиваются пассивно.

Порядок Eurotiales – Эуроциевые. К порядку отнесены формы, образующие плодовые тела клейстотеции с беспорядочно расположенными сумками (рис. 88Д).

У многих представителей аскогенные гифы не образуют крючка и сумки образуются прямо на аскогенных гифах.

Бесполое размножение с помощью конидий, причем конидиальное спороношение играет очень важную роль. Конидии появляются в ходе эволюции именно у эуроциевых. Конидиогенные клетки (*фиалиды*) образуются одиночно на мицелии гриба, но обычно – на специализированных конидиеносцах (рис. 88А,Б). У аспергилла (*Aspergillus*) и пеницилла (*Penicillium*) фиалиды расположены на специальных клетках конидиеносца – профиалидах или метулах.

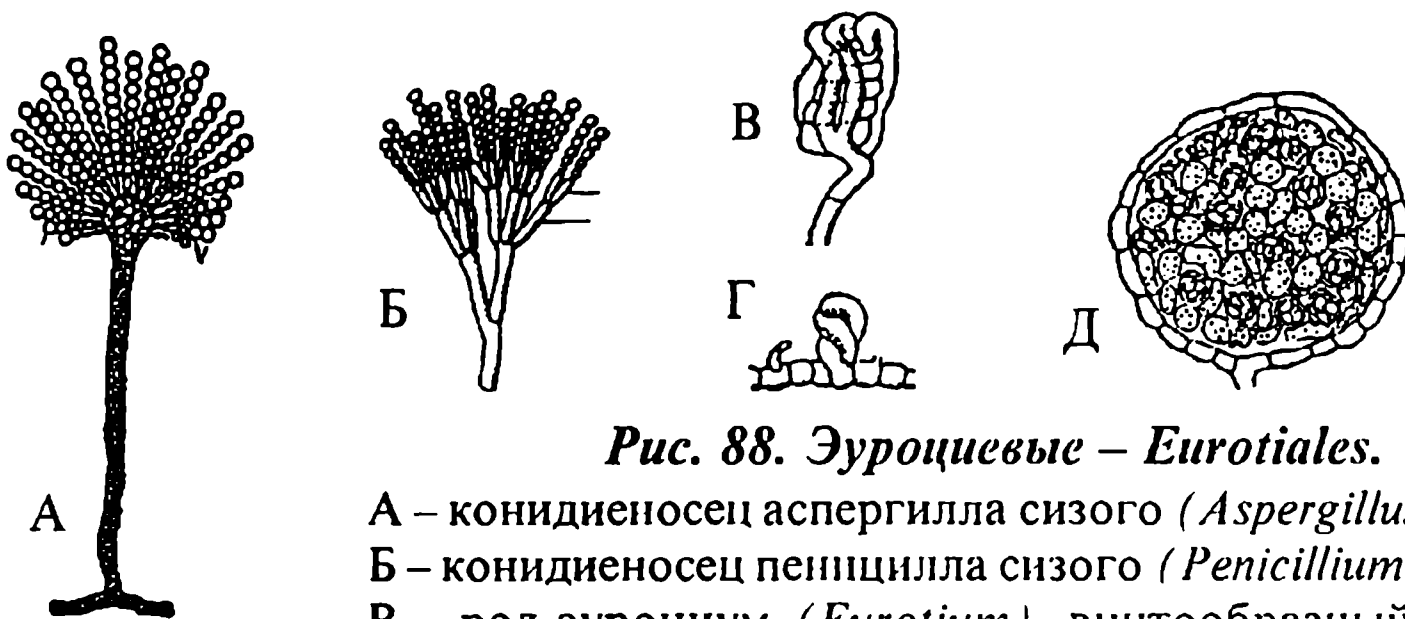


Рис. 88. Эуроциевые – Eurotiales.

А – конидиеносец аспергилла сизого (*Aspergillus glaucus*).
Б – конидиеносец пеницилла сизого (*Penicillium glaucum*).
В – род эуроциум (*Eurotium*), винтообразный аскогон, окруженный антеридиями. Г – род таларомицес (*Talaromyces*), обвивающиеся гаметангии. Д – род эуроциум, клейстотеций.

Большинство эуроциевых – сапрофиты на различных субстратах растительного происхождения, в том числе широко распространены в почве.

Семейство Eurotiaceae – Эуроциевые объединяет рода с хорошо развитыми клейстотециями. Род эуроциум включает 17 видов, широко распространенных на разлагающихся растительных субстратах. Они образуют зеленые, желтоватые или красно-желтые плесени. Многие виды ксероморфны. Они вызывают биоповреждения целлофана, резины, пластмасс и даже стекол у оптических приборов. Ускоряют коррозию металлов.

К этому семейству относят рода аспергилл и пеницилл. У многих видов этих двух родов известны сумчатое спороношение и плодовые тела клейстотеции. У других видов известно только конидиальное спороношение. Согласно международному Кодексу ботанической номенклатуры плеоморфным грибам название дают по их совершенной стадии, *телеоморфе*, т.е. сумчатому спороношению, плодовому телу. На этом основании отдельные виды родов аспергилл и пеницилл рассматривают в группе эуроциевых, а виды только с конидиальным спороношением, размножающиеся только бесполым путем (несовершенная форма), их называют *anamорфами*, относят к классу несовершенных грибов или дейтеромицетам.

Виды пеницилла и аспергилла широко используются в микробиологической промышленности – в производстве органических кислот: лимонной, глюкановой, фумароловой; ферментов (протеаз и амилаз). Аспергилл желтый (*Aspergillus flavus*) образует афлотоксин – вещество, вызывающее тяжелые поражения печени. Он подавляет синтез ДНК, митоз и обладает канцерогенными свойствами.

К протуникатным эуаскомицетам принадлежат и другие мелкие порядки.

Порядок Microascales – Микроасковые. Эта группа имеет плодовые тела перитеции, содержащие беспорядочно расположенные протуникатные сумки. Знаменитый вид офиостома вязовая (*Ophiostoma ulmi*) – возбудитель голландской болезни вяза. Эта болезнь нанесла большой ущерб вязовым лесам Европы и Северной Америки. Болезнь начинается с пожелтения

листьев и усыхания ветвей, что вызывается закупоркой сосудов древесины и листьев мицелием гриба.

Порядок Onygenales – Онигеновые. Виды этого порядка распространены на конском навозе. Виды порядков **Caliciales**, **Coronopharales**, **Meliolales** в большинстве своем вступают в симбиоз с водорослями и образуют лишайники.

Группа Этуникатные. Стенки сумок толстые, на верхушке имеются специальные аппараты для рассеивания спор. По строению стенки сумки выделяют два подтипа: унитуникатные (однооболочковые) и битуникатные (двухоболочковые).

Подгруппа унитуникатные – оперкулятные. Сумки вскрываются крышечкой (рис. 89А).

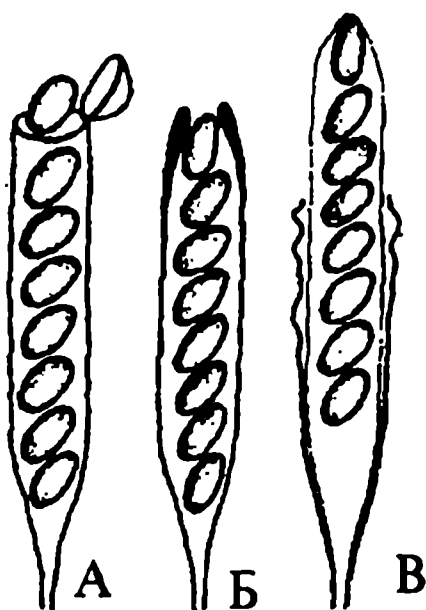


Рис. 89. Типы сумок аскомицетов

А – оперкулятная сумка. Б – иноперкулятная сумка. В – битуникатная сумка.

Порядок Erysiphales – Эризифовые, или Мучнисторосяные. Это облигатные паразиты, вызывающие заболевание растений под общим названием “мучнистая роса”. Белый, позднее темнеющий мицелий гриба обычно находится на поверхности пораженных органов. На нем образуются апрессории, от которых отходят гаустории, проникающие в эпидермис растения-хозяина. У некоторых представителей гаустории проникают в мезофилл листа. А иногда мицелий находится внутри тканей растения-хозяина.

Бесполое размножение происходит конидиями, которые развиваются через несколько дней после заражения. Конидиеносцы прямые, неразветвленные, с цепочкой конидий. В это время пораженные органы покрыты мучнистым налетом конидий, отсюда название болезни – “мучнистая роса”. Конидии разносятся воздушными потоками и прорастают в сухую погоду.

К осени бесполое размножение сменяется половым. На мицелии возникают гаметангии. Аскогон без трихогины, одноядерный (рис. 90Г). Рядом с ним расположен антеридий, также одноядерный, в основании с клеткой-рукояткой (рис. 90Г,Д). Содержимое антеридия переходит в аскогон и возникает дикарион. Дикарион либо трансформируется в сумку, или же из него растут аскогенные гифы, верхушечные клетки которых дают сумки. В первом случае ядра дикариона сливаются и возникает диплоидная зигота, из которой после мейоза образуется сумка с 4-8 аскоспорами. Во втором случае ядра не сливаются и образуются дикариотические гифы, на верхушке которых, без крючка, возникают сумки. Одновременно формируется перидий плодового тела клейстотеция, темно-коричневого цвета. Наружный слой перидия состоит из толстостенных гиф и является защитным. Из него развиваются придатки (подвески) различной формы. Их форма – характерный признак различных родов эризифовых. Внутренний слой из тонкостенных гиф – выполняет функцию питания.

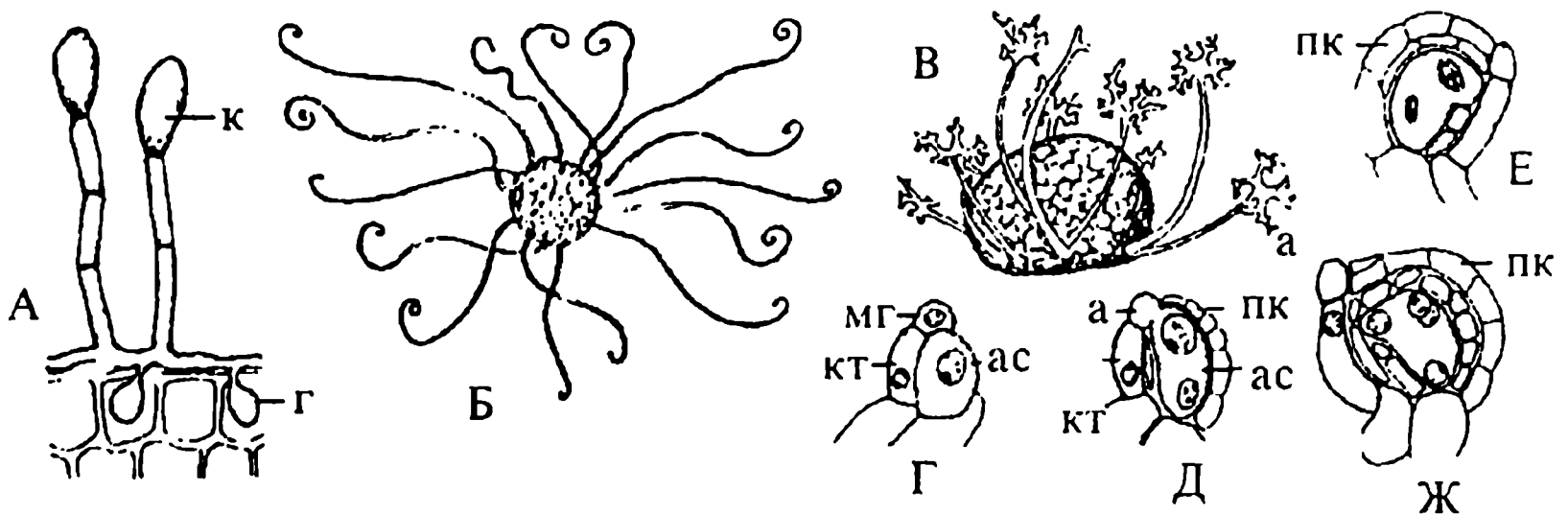


Рис. 90. Эризифовые.

А – *Uncinula necator*, образование конидий: к – конидия, г – гаусторий. Б – ее клейстотеций с подвесками. В – *Microsphaera alphitoides*, клейстотеций с подвесками. Г-Ж – оплодотворение у *Sphaerotheca fuliginosa*; ас – аскогон, мг – мужской гаметангий, пак – покровы из гиф, кт – клетка-рукоятка.

Клейстотеции развиваются долго. У одних представителей сумки созревают осенью, а у других – к весне. В зонах тропиков и субтропиков клейстотеции вообще не образуются.

Сумки в клейстотециях располагаются в виде розетки. Иногда образуется только 1 сумка. Сумки вскрываются кры-

шечкой. После разрушения перидия плодового тела аскоспоры выбрасываются сумкой в воздух на 2 см.

Виды рода унцинула (*Uncinula*) паразитируют на листьях и плодах винограда (рис. 90А,Б).

Различные виды рода сферотека (*Sphaerotheca*) паразитируют на плодовых деревьях и кустарниках. *Sphaerotheca mors-uvae* – вызывает заболевание крыжовника – мучнистую росу. Гриб поражает побеги и ягоды. Сначала гриб образует белый налет, позднее буреющий. Клейстотеции с 1 сумкой. Другие виды паразитируют на розах и персиках.

Микросфера дуба (*Microsphaera alphitoides*) паразитирует на листьях дуба и молодых побегах. При поражении листьев развивается белый порошащий налет мицелия и конидий, которые вызывают новые заражения. К осени появляется сумчатая стадия. Клейстотеции имеют черно-коричневый перидий с характерными подвесками.

Эризифе злаковый (*Erysiphe graminis*) паразитирует на злаках. Одна раса гриба на пшенице, другая – на ржи.

Порядок Peziziales – Пецициевые. По строению и развитию очень разнообразная группа грибов. В порядок объединено около 1000 видов, в основном сапрофитных грибов. Типичное плодовое тело – апотеций, чашевидной или бокаловидной формы, несущий на верхней поверхности гимений, в котором палисадным слоем располагаются сумки и бесплодные гифы парафизы (рис. 91). Апотеции от мелких (1 мм в диаметре), до крупных (диаметром 10–12 см), мясистые, реже студенистые или кожистые, на ножках. Окраска их разнообразная: от коричневой и черной до ярко-оранжевой или красной.

Половое размножение и развитие сумок происходит также, как и у пиронемы (см. рис. 85). Сумки формируются по типу крючка и вскрываются крышечкой.

Пецициевые, как правило, сапрофиты, лишь немногие виды паразитируют на растениях. Очень широко распространены на лесной подстилке. Для развития этих грибов необходима высокая влажность почвы, поэтому многие из них развиваются весной, “весенние грибы”, реже осенью.

В порядке 8 семейств. Кратко рассмотрим некоторые из них.

Семейство *Peziziaceae* – Пeciццевые объединяет грибы с чашевидными апотециями бурого или коричневого цвета 1-5 см в диаметре (рис. 91).

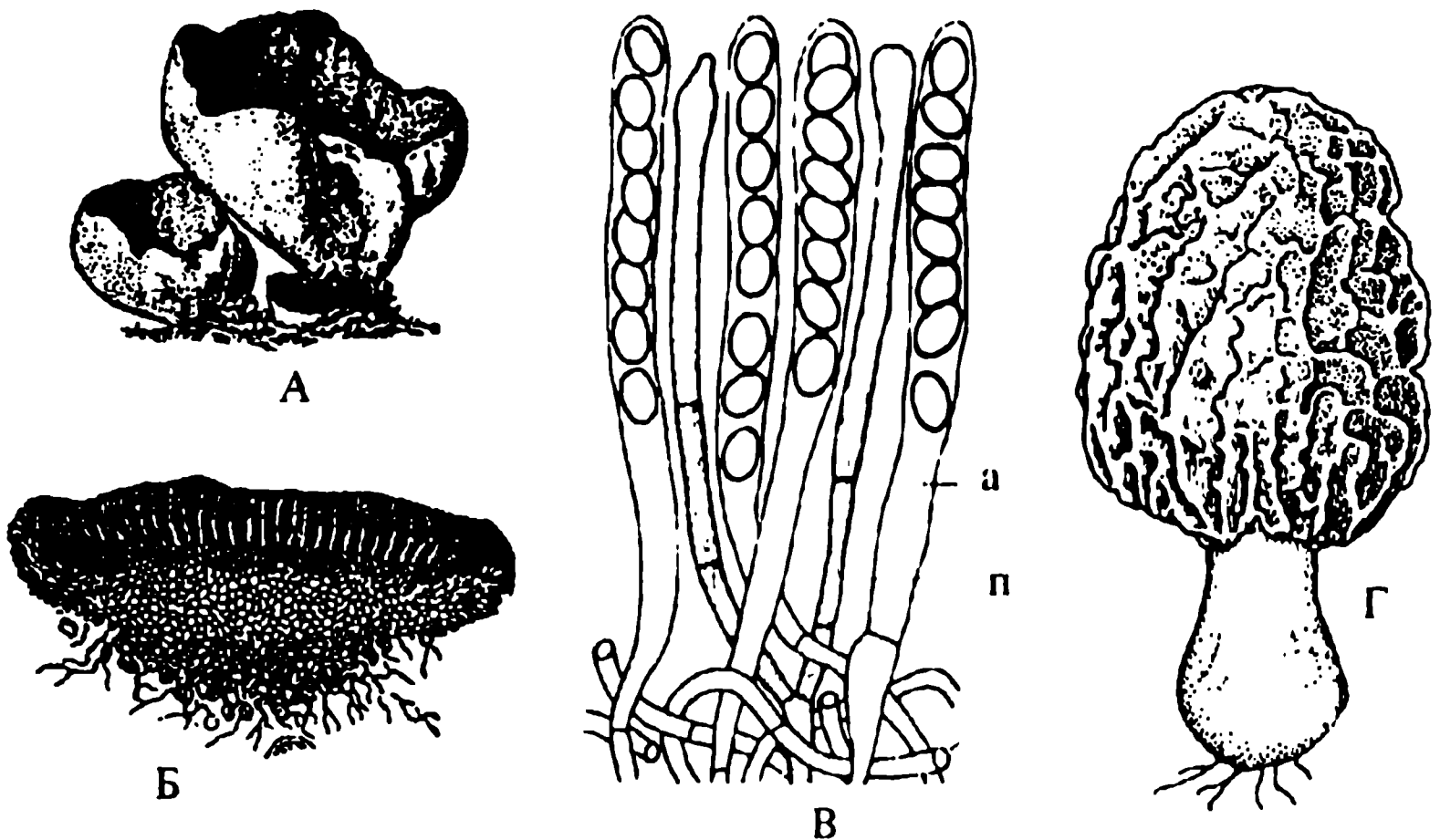


Рис. 91. Пeciццевые.

А – *Pezizia leporina*. В – *Pulvinula convexula*, поперечный разрез через апотеций. В – *Morchella esculenta*, часть гимения; а – аски, п – парафизы, сб – субгименнальный слой. Г – *Morchella esculenta*, плодовое тело.

Центральный род семейства пeciция (*Pezizia*) объединяет около 100 видов. Пeciция фиолетовая широко представлена в лесах на кострищах, а пeciция черно-фиолетовая развивается на гнилой древесине.

Семейство *Pyronemataceae* – Пиронемовые – самое обширное и самое разнообразное по морфологии и экологии в порядке пeciццевых. К этому семейству относится классический объект изучения полового процесса, типичного для эуаскомицетов (рис. 85). Пиронемовые сапрофиты на различных субстратах: почве, подстилке, опаде, древесине. На богатых гумусом почвах распространены виды рода алевария (*Aleuria*) с апотециями ярко-оранжевой окраски, размером 5-6 см.

Семейство *Morchellaceae* – Моршелловые, или Смorchковые. Апотеции крупные в виде шляпки на ножке, обычно коричневого цвета. У грибов рода смorchок (*Morchella*) апотеции 6-10 см, мясистые. Шляпка правильных очертаний – яйцевидная

ническая, с сетью складок, как продольных, так и поперечных. Складки образуют ячейки, выстланные гимением. Разделяющие их ребра – стерильны (рис. 91Г). Все сморчки – весенние грибы, растут в лесах, парках и садах. Все виды этого рода съедобны.

Развитию апотециев сморчков предшествует половой процесс, но у видов этого рода нет аскогонов и антеридиев, а происходит соматогамия – слияние обычных вегетативных гиф.

Семейство Helvellaceae – Гельвелловые. Апотеции крупные как у сморчковых, но форма их неправильная. Шляпка двух- или трехлопастная, неправильно складчатая. Род строчок, или гиromитра (*Gyromitra*), имеет шляпку неправильно яйцевидной формы. Наиболее распространенный вид этого рода строчок обыкновенный (*G. esculenta*) часто и массово развивается весной на почве в сосновых лесах. Это условно съедобный гриб. Отравление им заканчивается смертью. При его употреблении в пищу необходимо длительное кипячение, а затем воду надо слить. Некоторые штаммы гриба содержат токсины гиromитрин, который с трудом удаляется при кипячении. Гиromитрин действует как токсин самого ядовитого гриба – бледной поганки.

Семейство Tubercaceae – Трюфельные. У этих грибов плодовые тела апотеции, но замкнутые, клубневидной формы и развиваются под землей (рис. 92). Размеры их от 1 до 10 см.

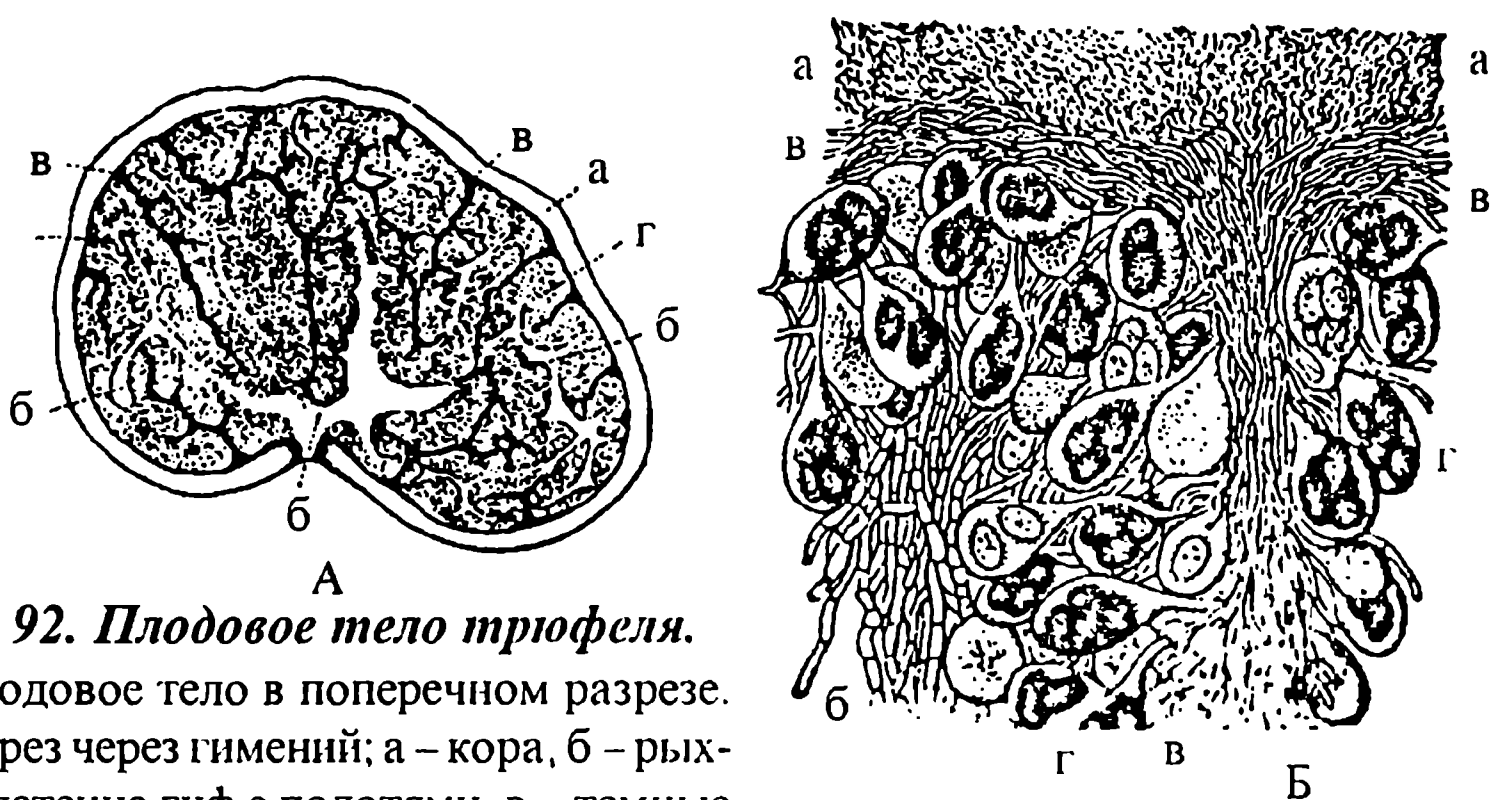


Рис. 92. Плодовое тело трюфеля.

А – плодовое тело в поперечном разрезе. Б – разрез через гимений; а – кора, б – рыхлое сплетение гиф с полостями, в – темные полосы из толстых гиф, г – гимений.

Перидий плодового тела плотный, гладкий или бороздчатый. Внутренняя часть плодового тела имеет мраморный рисунок из светлых и темных полос. Плодовое тело вначале закладывается в виде блюдца, на верхней стороне которого начинается формироваться гимений, в дальнейшем края смыкаются и плодовое тело уходит в почву. Так как поверхность гимения не может расти вширь, то он образует многочисленные складки.

Трюфельные – облигатные микообразователи. Они хорошо развиваются на рыхлой известковой, отчасти железистой почве. Многие виды трюфелей используются в пищу. Наиболее ценным считается черный французский трюфель. Он созревает осенью и собирают его до зимы. Этот гриб распространен во Франции. Зимний трюфель распространен во Франции и на Украине. Летний трюфель распространен в Западной Европе.

Группа Униуникатные – инопрекулятные эуаскомицеты

Апикальный аппарат на верхушке сумки обеспечивает у этой группы грибов активное рассеивание аскоспор. Отверстие на верхушке сумки в форме поры окружено утолщением в виде кольца или же имеется простое утолщение краев. Как в первом, так и во втором случае пора закрыта этими утолщениями. Апикальный аппарат открывается под влиянием тургорного давления, возникающего внутри сумки, и споры активно рассеиваются.

Порядок Helotales – Гелоциевые. Представители порядка имеют разнообразной формы апотеции: от бокаловидных до замкнутых. Среди гелоциевых встречаются как сапрофиты, так и паразиты. Они вызывают гниль плодов (яблок и груш), белую гниль овощей, рак лиственницы, антракноз смородины и др.

Один из наиболее распространенных паразитических гелоциевых – монилия фруктовая (*Monilinia fructigena*), вызывающая плодовую гниль яблок и груш. Пораженные грибом яблоки буреют и покрываются желтыми подушечками конидиеносцев. Первичное заражение происходит посредством конидий, через рыльце пестика. Конидии вызывают массовое заражение плодов. В пораженных плодах образуются полые

шаровидные склероции, в результате чего яблоко чернеет. Склероции весной развивают конидиальное спороношение. У этого гриба сумчатая стадия развивается исключительно редко.

Виды рода склеротиния (*Sclerotinia*) паразитируют в основном на видах семейства осоковых. Поражаются как вегетативные органы, так и цветки. Наиболее важный вид этого рода склеротиния склероциорум (*Sclerotinia sclerotiorum*), вызывающая белую гниль различных растений. Гриб развивается на корнеплодах свеклы и моркови, на кабачках и огурцах, томатах, на стеблях подсолнечника, бобов и др. Пораженная поверхность покрывается желтовато-белым войлочным мицелием гриба, на котором потом образуются склероции. Вначале они белые, а затем чернеют. Апотеции развиваются на склероциях по одному. Конидиального спороношения нет.

Порядок Phacidiales – Фацидиевые. Объединяет несколько сотен грибов, большинство которых развивается на растительном опаде. Некоторые поражают всходы древесных растений и лесные посадки. Грибы этого порядка имеют особый тип апотеция, который формируется по асколокулярному типу. Апотеции плоские, дисковидные, долгое время имеют вид замкнутых вместилищ. Род фацидиум (*Phacidium*) паразитирует на растениях. Гриб *Phacidium infestans* вызывает болезнь сеянцев сосны в питомниках, а также болезнь молодняков сосны, известную под названием фацидиоз или снежный шютте. Гриб поражает живую хвою только когда она находится под снегом, в той части снежного покрова, где температура выше -5°C . Другой гриб ритема кленовая (*Rhytisma acerinum*) – возбудитель болезни листьев клена, известной под названием черной пятнистости. Вначале на листьях (в августе) пятна бледно-желтые, а затем дегтярно-черные.

Порядок Lecanorales – Леканоровые. Грибы этого порядка составляют главный компонент лишайников умеренных широт (см. Лишайники). Живущий в симбиозе с водорослями, гриб образует плодовое тело апотеций, с гимением. Между парафизами располагаются головчато утолщенные на верхушке сумки. Эти шаровидные, с толстыми стенками сумки сходны с битуникатными, но открываются порой наверху и имеют апикальный аппарат для рассеивания аскоспор.

Следующие 4 порядка: Сферейные (Sphaeriales), Диапортовые (Diaporthales), Ксилляриевые (Xylariales) и Спорыньевые (Clavicipitales) имеют полуоткрытые плодовые тела – перитеции с аскогимениальным типом развития. Многочисленные сумки образуются в полости, где чередуются с парафизами (рис. 92).

Порядок Sphaeriales – Сферейные. Для порядка характерны булабовидные, реже цилиндрические сумки со светопреломляющим кольцевым утолщением на вершине. В качестве примера для этого порядка рассмотрим сначала род нейроспора (*Neurospora*). Нейроспора густая (*Neurospora crassa*), как и нейроспора ситофила (*Neurospora sitophila*) вызывает “красную хлебную плесень” и выдерживает температуру до + 75° С. Виды нейроспоры образуют на одном мицелии аскогон, окруженный стерильными клетками. От аскогона отходят длинные ветвящиеся гифы, функционирующие как трихогина. Если эти поисковые гифы встречают конидию или вегетативную клетку противоположного знака, то происходит оплодотворение. Из оплодотворенного аскогона развиваются аскогенные гифы, а на них сумки по способу крючка. Большое значение для генетических исследований имеют виды подоспора гусиная (*Podospora anserina*) и сордария навозная (*Sordaria fimicola*). Сумки сордарии навозной содержат 8 аскоспор, а у подоспоры гусиной 4 аскоспоры. У нее нет и многоядерных конидий. Мужские ядра переносятся спермациями. У видов сордарии аскогон не образует трихогины, дикарионтизация аскогенных гиф происходит партеногенически; перитеции развиваются самостоятельно.

Перитеции у сферейных до 2 мм в диаметре, с темными кожистыми стенками. Перитеции нектрии киноварно-красной (*Nectria cinnaborina*) сидят на подушковидных красных стромах. Вначале на стромах развиваются красные конидии, позднее перитеции. Гриб способен поражать сеянцы различных видов деревьев, но обычно это сапрофит на отмершей древесине. Нектрия галлообразующая (*N. galligena*) с бесцветными конидиями паразитирует на коре деревьев, вызывая некрозы коры (рис. 93Б).

На культурных растениях (рисе, кукурузе, сорго, сахарном тростнике) паразитируют виды рода гибберелла (*Gibberella*),

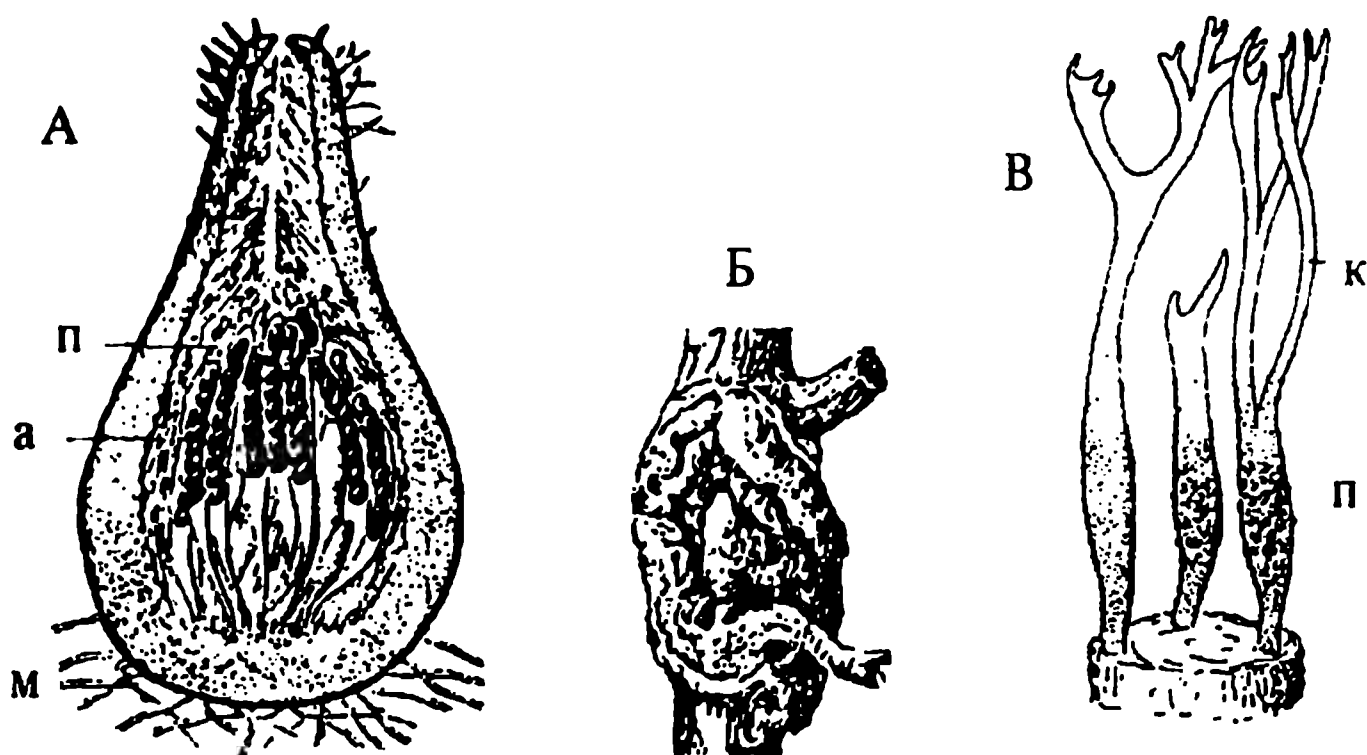


Рис. 93. Порядок Сферейные.

А – род *Podospora* ; перитеций, а – аски, п – парафизы, м – гифы мицелия. Б – род *Nectria* , вызывает некрозы и рак стволов деревьев. В – порядок Ксилляриевые. *Xylaria hypoxylon* ; к – участок с конидиями, п – участок с перитециями.

содержащие ростовые вещества гиббереллины. Эти вещества в избытке вызывают хлороз и гибель растений. Одно из известных заболеваний болезнь риса – “бакане”

Порядок Diaportales – Диапортовые. Перитеции диапортовых сходны с перитециями сферейных, но погружены в ткань растения-хозяина, либо в специальное образование гиф – стро-му. Наружу выставляется только шейка перитеция, служащая для вывода зрелых аскоспор. Она выстлана короткими гифами парафизами. Сумки образуют на дне перитеция гимениальный слой, без парафиз. Перитеции окрашены в черно-бу-рый или черный цвет. Сумки с ножками, которые растворя-ются при созревании спор, и лежат в слизи на дне перитеция.

Виды рода диапорте (*Diaporthe*) вызывают заболевания различных растений. Например, диапорте вредный (*Diaporthe perniciosa*) – возбудитель рака плодовых деревьев. Эндотия па-разитическая (*Endothia parasitica*) вызывает рак коры каштана.

Порядок Xylariales – Ксилляриевые. У представителей по-рядка стромы возвышаются над субстратом в виде крупных подушковидных, шаровидных, булавовидных или роговидных форм, в которые погружены многочисленные перитеции. У ксиллярии гипоксилоновой (*Xylaria hypoxylon*), обитающей на древесине лиственных деревьев, строма роговидной формы

(рис. 93В). Она разделена на две части: верхняя – белый участок, покрытый конидиеносцами с конидиями, нижняя – темная часть с перитециями. Сумки с апикальным кольцом для рассеивания спор. Розеллия дубовая (*Rosellinia quercina*) паразитирует на корнях 2–3-летних дубков. Другие виды розеллии паразитируют на винограде, яблоне, сливе и абрикосе.

Порядок Clavicipitales – Спорыньевые. Спорыньевые образуют плодовые тела перитеции в хорошо развитых стромах. Стромы перитециев разнообразной формы, мясистые, светлые или ярко окрашенные, развиваются на пораженных органах, либо возникают из склероциев.

Перитеции с тонким мясистым перидием погружены в стро-мы так, что на поверхность выступает только горлышко в виде конических бугорков.

Сумки цилиндрические, с утолщенной на верхушке оболочкой. Аскоспоры нитевидные с многочисленными поперечными перегородками. При выбрасывании из сумки аскоспора распадается на отдельные клетки, каждая из которых способна к прорастанию.

Типичный представитель – спорынья пурпурная (*Claviceps purpurea*) – паразитирует на ржи. Цикл развития ее был описан Л.Р. Тюлянем. Аскоспоры попадают на молодую завязь в период цветения ржи и прорастают в мицелий (рис. 94).

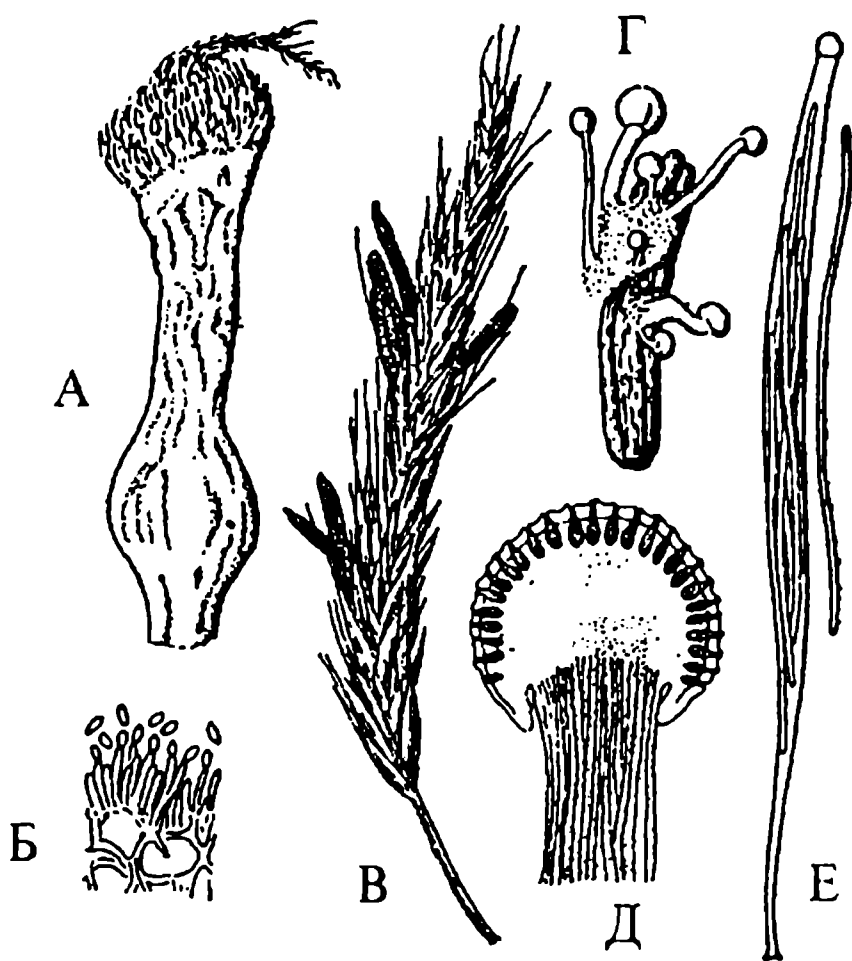


Рис. 94. Спорыньевые.
Спорынья пурпурная.

А пораженная завязь ржи, ниже начинается образование склероция, на верхушке рыльца разросшийся мицелий. Б образование конидий. В колос ржи со зрелыми склероциями. Г проросший склероций со стромами и плодовыми телами на них. Д продольный разрез через строму с плодовыми телами. Е сумка с аскоспорами.

Мицелий формирует на завязи конидиальное спороношение – сфацелию. Конидиеносцы отчленяют конидии и одновременно выделяют сахаристый сок (медвяную росу), на которую прилетают насекомые. Они и переносят конидии, вызывая заражение новых растений. Когда прекращается приток питательных веществ в завязь, мицелий в нижней части завязи начинает сплетаться в плотные образования – склероции (рис. 94В). Склероций в форме темно-фиолетового рожка, возникает на месте зерновки. Он выпадает из колоса, перезимовывает. Весной прорастает при температуре $+15-20^{\circ}\text{C}$, развивая 20–30 красноватых головок – стром на длинных ножках (рис. 94Г).

По периферии стромы (рис. 94Д) закладываются многочисленные камеры, каждая из них содержит аскогон без трихогины, и рядом – многочисленные антеридии. После оплодотворения формируются сумки с 8 аскоспорами. Одновременно формируется тонкий перидий, отделяющий перитеция от остальной стромы. Развитие плодового тела идет по аскогимениальному типу. При созревании сумок аскоспоры выбрасываются и вновь поражают завязь.

Склероции спорыньи пурпурной содержат ядовитые алкалоиды (эрготамин, эрготоксин, лизергиновую кислоту, эргоклавин и др.), которые широко применяют в современной медицине. Алкалоиды вызывают токсикоз у человека – эрготизм. Он обусловлен способностью алкалоидов вызывать сокращение гладкой мускулатуры и сосудов, и действием на центральную нервную систему. Токсикоз известен в двух формах: гангренозной (“Антонов огонь”) и конвульсивной (“злые корчи”). В настоящее время токсикозы бывают крайне редко, так как зерно хорошо очищается от склероциев. Но в прошлом этот токсикоз был широко распространен в Европе, и в период сильных вспышек уносил большое число жизней.

Виды рода кордицепс (*Cordyceps*) паразитируют на насекомых, пауках, куколках бабочек.

Группа битуникатные. Для представителей этой группы характерны битуникатные сумки (рис. 95), имеющие две оболочки. Наружная оболочка жесткая, внутренняя – тонкая, эластичная. Наружная стенка сумки разрушается, а внутренняя под высоким давлением, которое создается при ферментации гли-

когена, вытягивается и выбрасывает аскоспоры. Аскоспоры с поперечными перегородками. Эту группу нередко объединяют в подкласс Локулоаскомицеты (*Loculoascomycetidae*). Этот подкласс признают не все микологи, а порядки, входящие в него, относят к подклассу эуаскомицетов.

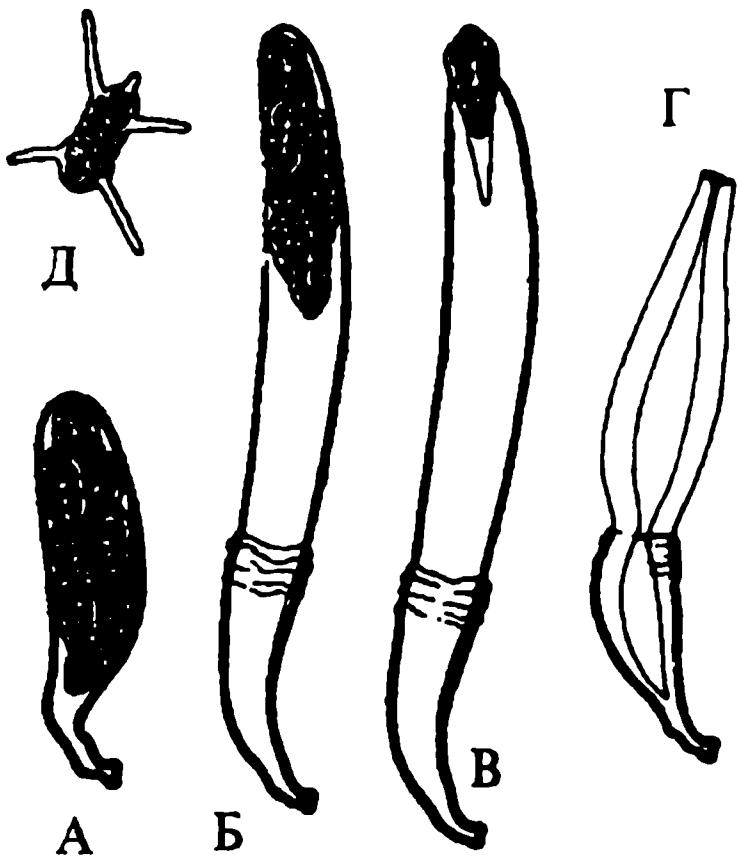


Рис. 95. Битуннатные. Вскрытие битуннатной сумки.

А — зрелая сумка с 8 многоклеточными аскоспорами. Б — внешняя стенка разрушается, внутренняя растягивается. В — последняя спора выбрасывается из сумки. Г — опорожненная сумка. Д — проросшая аскоспора.

Плодовые тела — ложные. Они образуются в стромах — сплетениях мицелия. В таких стромах возникают аскогоны и антеридии. Возникающие в результате полового процесса аскогенные гифы раздвигают или разрушают плектенхимную строма, образуя в ней полость или полости — локулу или локулы. В локулах размещаются сумки. Сумки не отделены перидием, который ограничивал бы плодовое тело от остальной части строма, а окружены стромой. Такие образования и называют ложными плодовыми телами или аскостромами. Различают несколько типов аскостром:

1. **Микротеции** — строма со многими локулами, каждая из них с одной сумкой.
2. **Псевдотеции** — строма с одной или несколькими локулами и многочисленными сумками в виде гимениального слоя. Внешне похож на перитеций, но не имеет перидия.
3. **Псевдоапотеций** — строма подушковидная до чашевидной с одной крупной полостью и упорядоченно расположенными сумками.

Установлено три порядка.

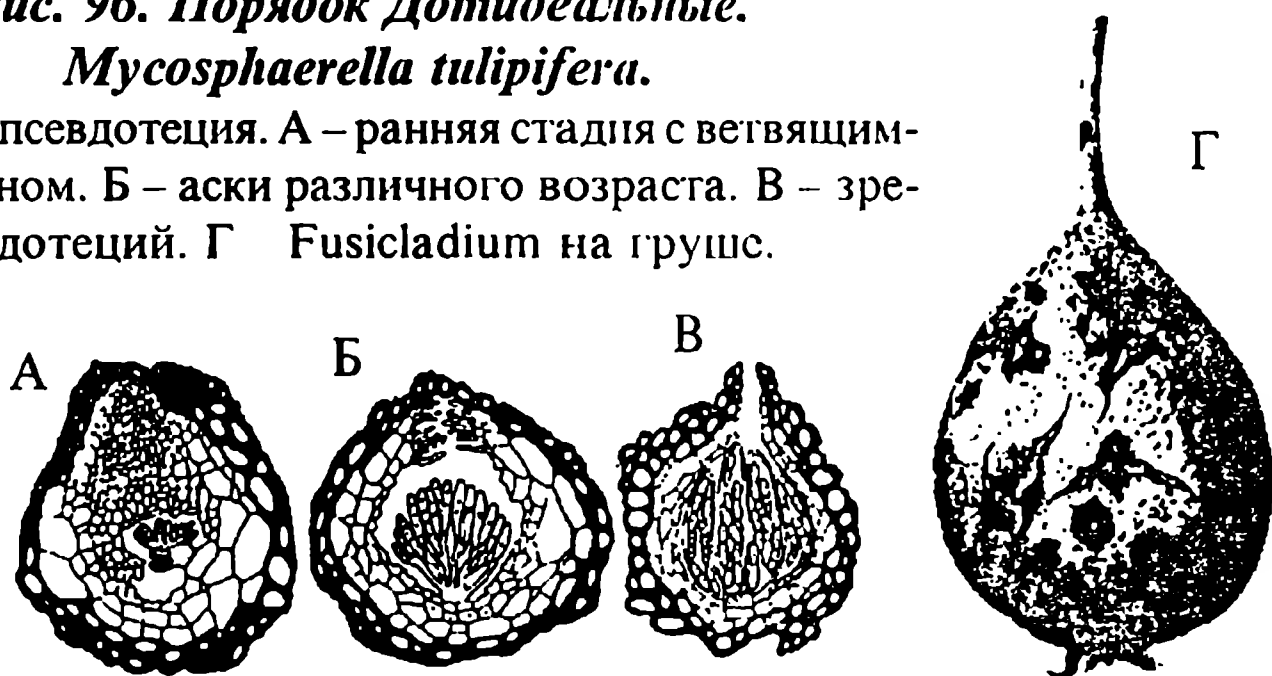
Порядок Myriangales – Мирианговые. Плодовые тела микротении, подушковидные, сумки лежат по одной в локуле. Преимущественно паразиты на растениях и насекомых в тропиках и субтропиках. Виды рода мириангиум (*Myriangium*) паразитируют на листьях цветковых растений. Отдельные виды поражают насекомых, живущих под корой ясеня.

Порядок Dothideales – Дотидеальные. Плодовые тела псевдотении, в начале погружены в ткань растения-хозяина, а затем выступают наружу верхней частью. При созревании плодовое тело вскрывается порой вследствие растворения покровной плектенхимы на вершуске (рис. 96).

Рис. 96. Порядок Дотидеальные.

Mycosphaerella tulipifera.

Развитие псевдотения. А – ранняя стадия с ветвящимся аскогоном. Б – аски различного возраста. В – зрелый псевдотений. Г – *Fusicladium* на груше.



В цикле развития ряда видов входит анаморфная стадия, т.е. несовершенная форма, представленная сферопсидальными, меланкониальными и гифальными грибами (см. Несовершенные грибы).

Грибы этого порядка распространены от тундры до тропиков. Многие виды являются сапрофитами, реже паразиты на стеблях, листьях и плодах травянистых растений и кустарников. Наиболее широко распространен род микосферелла (*Mycosphaerella*). Известно около 1700 видов. Паразитируют на крестоцветных, зонтичных, цитрусовых, рисе, льне, землянике и др.

Порядок Pleosporales – Плеоспоральные. Плодовые тела псевдотении шаровидной, яйцевидной или грушевидной формы. Вскрываются порой на вершуске при разрушении плектенхимы. Порядок плеоспоральных – самая крупная и разно-

образная по видовому составу группа асколокулярных грибов. Представители этой группы живут как паразиты или сапрофиты. Среди паразитов широко распространен род вентурия (*Venturia*), объединяющий около 60 видов. Наибольший интерес представляет вентурия, вызывающая паршу яблок и груш (*Venturia inaequalis*). Плодовые тела гриба располагаются группами, шаровидной формы с каналом на верхушке. Кроме сумчатого спороношения, гриб имеет только конидиальное, т.е. представлен анаморфой (*Fusicladium dendriticum*). Конидиальная форма гриба никогда не образует плодовых тел. Эта стадия развивается только на живых растениях и наносит большой вред. В течение лета конидиальная стадия гриба дает несколько поколений конидиеспор и обеспечивает массовое расселение гриба. На плодах, под мицелием образуется защитный слой серой или бурой пробки. Плоды из-за неровного уплотнения оболочки растрескиваются и покрыты пятнами конидиального спороношения (рис. 96Г). Они не подлежат долгому хранению, быстро сгнивают. Псевдотеции формируются на опавших листьях, аскоспоры развиваются весной. Это зимующая стадия гриба. Меры борьбы с грибом – сбор и сжигание листьев.

Краткий обзор класса Аскомицетов. В рамках образующих плодовые тела аскомицетов (подкласс эуаскомицеты) можно выделить параллельные ряды исторического развития, часто с использованием различных принципов строения сходных форм, приспособленных к выполнению эффективного рассеивания аскоспор. Например, булавовидные, бутылковидные формы или в виде шляпки с ножкой плодовые тела.

Различное историческое происхождение явно показывают аскогимениальные (перитеции) и асколокулярные (псевдотеции) типы развития плодовых тел. Не затрагивая отклонившиеся Лабульбениомицеты и Эндомицеты, аскомицеты показывают принципиальное сходство в цикле развития. Половой процесс происходит часто в приеме аскогоном мужских ядер. Мужские и женские ядра вначале не сливаются, а располагаются парами в аскогенных гифах, так происходит увеличение дикарионов и затем слияние в диплоидное ядро. Плазмोगа-

мия и кариогамия разделены друг от друга пространственно и во времени дикариотической фазой. Дикариотические клетки функционально уже диплоидны, только их ядра еще индивидуальны.

Типичные аскомицеты – гаплонты с возникающей от них дикариотической фазой, но она остается зависимой от гаплоидной генерации физиологически, т. е. получает питание от нее (исключение – тафриномицеты). Гаплоидный мицелий с мужскими и женскими гаметангиями можно воспринимать как гаметофит, дикариотические гифы – как спорофит. Дикариотический спорофит завершает образование мейоспорангиев с асками, в которых в результате редукционного деления образуются гаплоидные аскоспоры. Обычно в сумке возникает 8 аскоспор, но некоторые виды имеют и 1, 2, 4 или много аскоспор.

Плектенхима плодового тела состоит из гаплоидных гиф гаметофита, в которую заключены дикариотические гифы (рис. 87). Среди аскомицетов можно проследить редукцию гаметангиев. Полная потеря полового процесса наблюдается у паретеногенетических или аутогамных грибов.

Происхождение и филогения аскомицетов. Происхождение аскомицетов до сих пор вызывает споры, существуют взаимоисключающие точки зрения.

По Й. Саксу (1874), аскомицеты произошли от красных водорослей. Об этом говорит большое сходство многих признаков аскомицетов и красных водорослей. У аскомицетов аскогон с трихогиной, а у красных водорослей карпогон с трихогиной; у аскомицетов растут аскогенные гифы, а у красных водорослей – карпогенные нити карпоспорофита. Наконец, после оплодотворения происходит размножение диплоидных ядер зиготы или их дикариотического эквивалента (у грибов – аскогенные гифы с дикарионами, у водорослей – нити карпоспорофита). Сходна связь гаметофитной и спорофитной генераций как у грибов, так и у водорослей. Отсутствуют жгутиковые стадии в цикле развития, нет зооспор и гамет. Образуется плектенхимный таллом из клеток с септированными гифами. Сходство в химическом строении гликогена грибов и багрянкового крахмала.

В основании родословного дерева аскомицетов, согласно этой гипотезе, стоят аскомицеты, у которых мужские ядра передавались в аскогон исключительно в форме сперматиев (например, лабульбениевые). Образующие сперматии клетки гомологичны антеридиям красных водорослей.

Интересна гипотеза М. Шадефо (1975), предположившего, что аскомицеты и красные водоросли произошли от общего предка и в дальнейшем претерпели параллельную эволюцию. Наличие такого предка или предков, с одной стороны, легко объясняет наличие общих черт у красных водорослей и аскомицетов, а с другой – позволяет представить эволюцию аскомицетов в виде последовательно усложненных форм.

Различие аскомицетов с красными водорослями проявляется резко из-за отсутствия ассимиляционных пигментов и, особенно, в образовании дикариофазы в цикле развития и в химизме клеточных стенок. Против гипотезы происхождения аскомицетов от красных водорослей говорят и палеоботанические данные. Красные водоросли, высоко специализированная группа, были распространены в пермском периоде, в то время как аскомицеты с высоко дифференцированным мицелием известны с каменноугольного периода, т.е. они появились раньше красных водорослей.

А. де Бари и Б. Брефельд (1889) полагали, что аскомицеты произошли от зигомицетов. Эта гипотеза основана на сходстве полового процесса и спороношения у зигомицетов и низших аскомицетов. Полученные за последние годы данные по биохимии грибов позволили высказать предположение, что предками аскомицетов являются хитридиевые грибы, а зигомицеты представляют боковую ветвь в эволюции.

Таким образом, о происхождении аскомицетов от зигомицетов и хитридиомицетов говорит широкая или частичная гаметангиогамия, а иногда и появляющаяся дикариотическая фаза, состав клеточной стенки из хитина и совпадающие по строению глюканы. Синтез аминокислоты лизина идет через аминодипиновую кислоту. Ядерная мембрана при делении ядра сохраняется. Потеря жгутиковых клеток у аскомицетов и зигомицетов, по сравнению с хитридиомицетами, происхо-

дила в ходе приспособления к наземному образу жизни. В этом смысле можно интерпретировать и появление плодовых тел и септированных гиф. Близки к аскомицетам в морфологическом отношении зигомицеты, а по биохимическим признакам – хитридиомицеты.

Рассмотрим связи низших аскомицетов (эндомицетов) с зигомицетами. Копуляция двух клеток у сахаромицетов, в чем проявляется сходство полового процесса с зигомицетами, нельзя рассматривать как полное сходство. Признаки эндомицетов, прежде всего отсутствие дикариотической фазы, показывают их особое положение. Они отстоят далеко от зигомицетов. У многих эндомицетов из зиготы возникает зачаточный диплоидный мицелий, на котором формируются сумки. У других групп копуляция ядер не происходит и возникают дикариотическая гифа. Все другие группы аскомицетов имеют дикариотическую фазу. Правда, у тафриномицетов, которые по сравнению с эуаскомицетами не имеют плодовых тел, но имеют самостоятельно живущий, физиологически независимый от гаплоидного мицелия, дикариотический мицелий. Такой мицелий встречается только у базидиомицетов.

От ранних линий развития эндомицетов берут начало с одной стороны, прочие аскомицеты, а с другой – базидиомицеты. В то время как у аскомицетов дикариотический мицелий физиологически зависит от гаплоидного и получает от него питание, у базидиомицетов дикариотический мицелий самостоятелен и не зависит от гаплоидного.

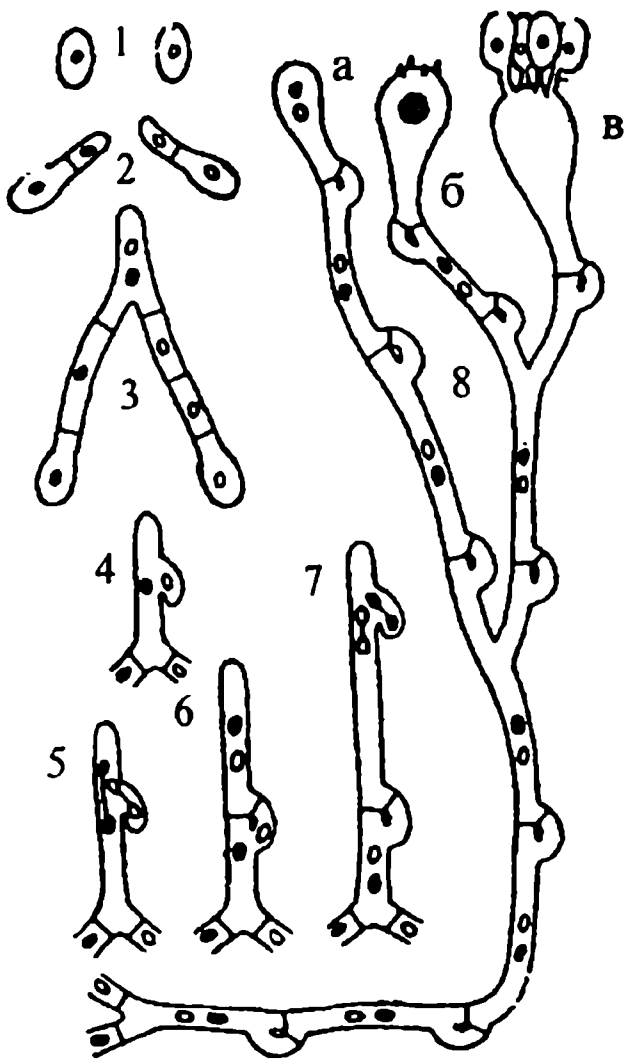
В основание системы эуаскомицетов, вероятно, можно поставить грибы с признаками тафриномицетов, такие признаки есть у нынешних эуроциевых. Дальнейшая эволюция касалась прежде всего изменения сумки и плодового тела.

Класс Basidiomycetes – Базидиомицеты

Характерной особенностью базидиомицетов является мейоспорангий, называемый базидией, несущий всегда 4 экзогенных базидиоспоры. Несмотря на разнообразие в подробностях строения базидий у всех базидиомицетов, а их около 30 тысяч (30% всех грибов), она – основной мейоспорангий, возникающий

как сумка аскомицетов в результате полового процесса. Базидия гомологична сумке. В ней, как и в сумке аскомицетов, происходит кариогамия и мейоз, но, в отличие от сумки, базидиоспоры формируются экзогенно (рис. 97 в, 98).

Жизненный цикл у различных групп базидиомицетов (особенно у паразитических) частично изменяется, но в целом протекает по следующей схеме (рис. 97): базидиоспоры (1) прорастают в первичный мицелий с одноядерными клетками, практически с неограниченной способностью к росту; гаметангии, как у аскомицетов, никогда не образуются. Половой процесс – соматогамия (рис. 97, 3); сливаются друг с другом две вегетативные клетки из генетически различных мицелиев (+ и –), при этом происходит только плазмогамия, а ядра располагаются парой, не сливаясь, так возникает дикарион.



*Рис. 97. Базидиомицеты.
Схема цикла развития дикариоти-
ческого мицелия с пряжками у
холобазидиомицетов.*

1 – генетически различные (+ и –) базидиоспоры; 2 – их прорастание в галоидный мицелий; 3 – копуляция мицелиев и образование дикариона; 4–6 – образование первой пряжки; 7 – следующая пряжка; 8 – мицелий с пряжками и парой ядер в развивающейся базидии (а), молодая базидия с диплоидным ядром (б) и зрелая базидия с генетически различными спорами после редукционного деления (в).

Таким образом, обособившийся дикарион образует физиологически независимый от гаплоидной и монокарпической гифы, самостоятельно живущий дикариотический мицелий, растущий с образованием пряжек. Пряжка гомологична крючку аскогенной гифы у аскомицетов.

Дикариотический мицелий возникает иначе чем у аскомицетов и способен жить самостоятельно. Он многолетний, нахо-

дится в почве, древесине или другом субстрате и растет за счет деления клеток, в которых синхронно делятся оба ядра. В противоположность аскомицетам плодовое тело базидиомицетов состоит исключительно из дикариотических гиф (рис. 98).

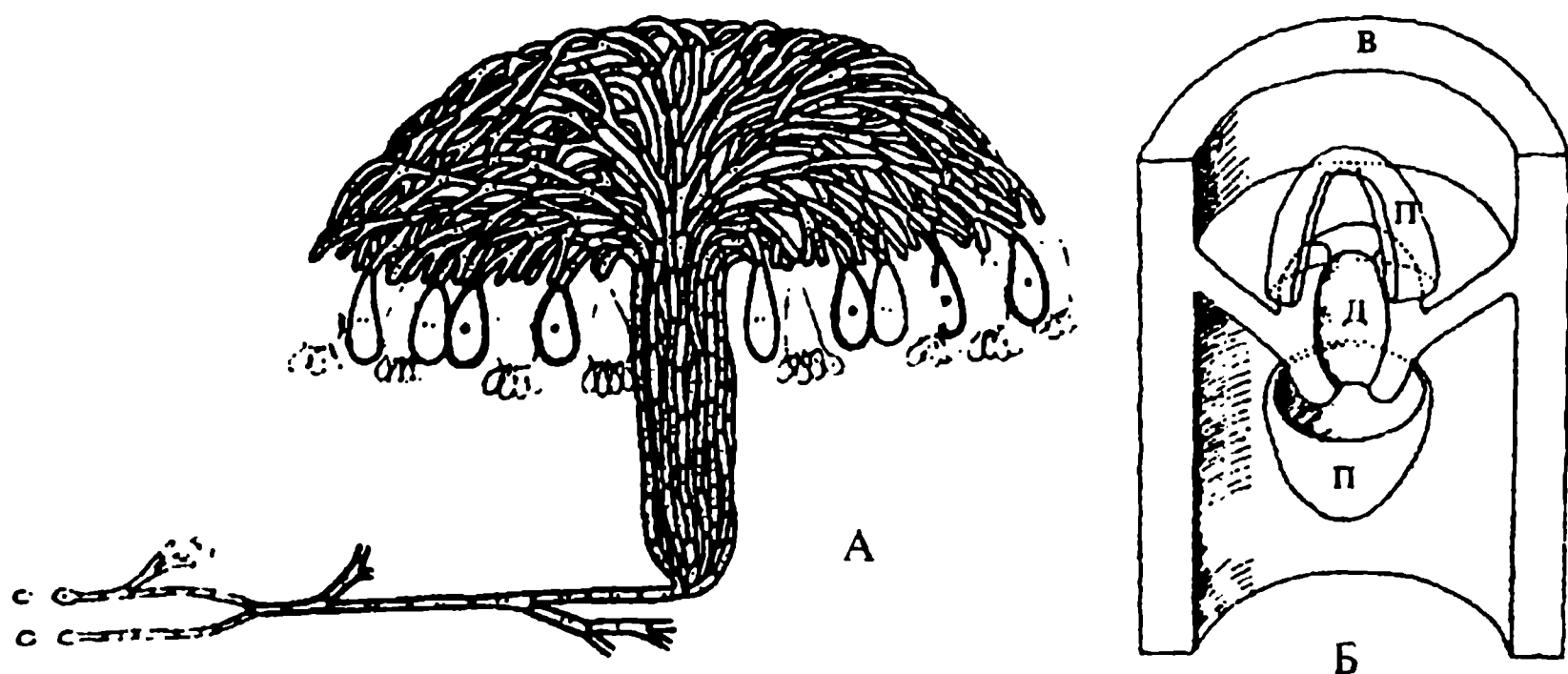


Рис. 98. Базидиомицеты.

А – схематическое изображение развития плодового тела шляпочного гриба. Тонкие линии – гаплоидная фаза; толстые – дикариотическая фаза. Пряжки не указаны, базидии в пропорции к шляпке представлены очень крупно. Б – строение септы гифы у базидиомицетов: д – долипоровая септа, п – парентосома, в – стенка гифы.

Его возникновение у базидиомицетов, в сравнении с аскомицетами, не связано каждый раз с новым половым процессом. Это происходит у базидиомицетов всякий раз при формировании чаще всего многолетнего дикариона, который разрастается в дикариотический мицелий. На плодовом теле (в большинстве на его нижней стороне) расположены в виде палисадного слоя булабовидные, конечные дикариотические клетки мицелия, формирующие гимений (рис. 98А). Одни из этих клеток, молодые базидии, у которых сливаются оба ядра (кариогамия, рис. 99, 6), сразу после мейоза образуются гаплоидные, генетически различные ядра. При развитии базидиоспоры набухает верхушка клетки и развиваются стеригмы (рис. 99, 7), а на них споровые мешки (рис. 99, 8). Четыре гаплоидных ядра протискиваются через стеригмы (рис. 98, 9) и в каждом споровом мешке образуется только по одной споре.

Возникающий из базидиспор гаплоидный мицелий соот-

ветствует гаметофиту. Из него через соматическую копуляцию возникает двуядерный мицелий, который можно воспринимать как дикариотический спорофит.

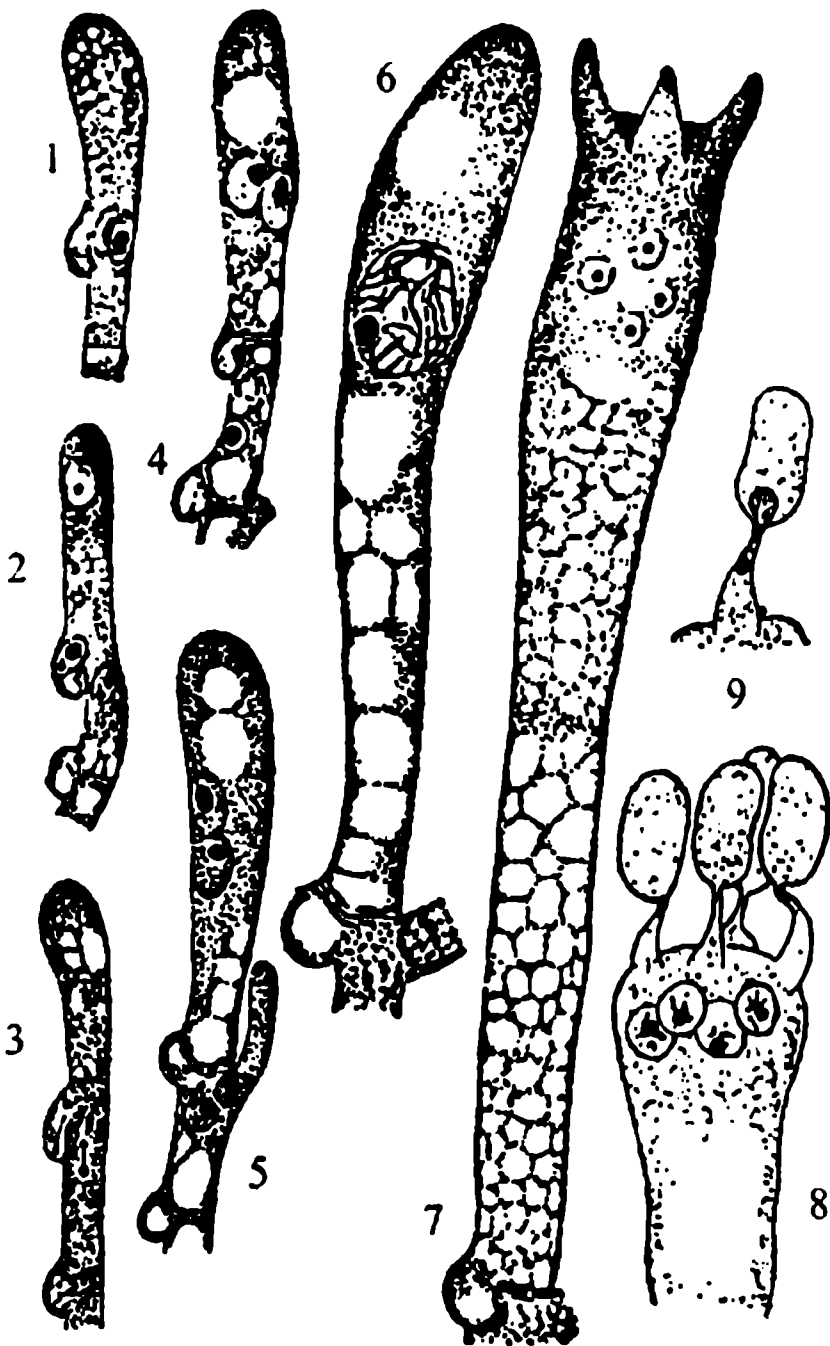


Рис. 99. Базидиомицеты.

Порядок Агариковые.

Пряжкообразование и развитие базидий. 1 — начало образования пряжки в двуядерной верхушечной клетке. 2 — вступление ядра в пряжку (боковой вырост). 3 — деление ядер. 4 — образование поперечной перегородки и новой пряжки. 5 — слияние пряжки с основной клеткой. 6 — копуляция гаплоидных ядер в диплоидное ядро. 7 — молодая базидия с 4 ядрами базидиоспор после мейоза, вверху закладываются 4 стеригмы. 8 — базидия с 4 ядрами, которые переходят в споровые мешки. 9 — переход ядра через стеригму.

Стенка споры почти полностью сливается со стенкой спорового мешка, так что двойная оболочка споры не проявляется. Стенка мешка образует периспор. Базидиоспоры расположены как бы экзогенно. Они в большинстве эллиптические и утолщены с одной стороны. Споры отбрасываются на короткое расстояние. Под действием тургорного давления базидия внезапно из верхушки стеригмы выжимает каплю, которую спора уносит с собой (рис. 100).

У большинства базидиомицетов гетероталлизм может быть не только полярным (пол определяется не одной парой аллелей), а тетрополярным (пол определяется двумя парами аллелей, локализованных в разных хромосомах).

Базидиомицеты отличаются от аскомицетов и строением поперечной перегородки мицелия. В то время как у аскомице-

тов образуются септы с простыми порами, у большинства базидиомицетов септы долипоровые (рис. 98Б). Долипоровая септа имеет трубчатое расширение у поры (рис. 98Б) и обычно прикрыта с обеих сторон мембранными структурами, называемыми парентосомами, или поровыми колпачками, образованными из эндоплазматического ретикулума. Стенки мицелия имеют ламиллярную ультраструктуру.



Рис. 100. Базидиомицеты. Отбрасывание базидиоспоры.

А–Б – растяжение стеригмы. В–Е – отделение базидиоспоры (продолжительность до 40 мин). Ж,З – образование капли в основании споры (продолжительность 10 сек). И – отбрасывание споры с каплей. К–Л – оседание стеригмы. М – подставка базидиоспоры на стеригме: сб – стенка базидии, сп – стенка споры, к – капля жидкости.

Базидии различаются по строению. Булавовидной формы одноклеточную базидию называют холобазидией (рис. 101, 1). Базидия может состоять из двух частей: нижней расширенной – гипобазидии и верхней – эпибазидии, являющейся выростом гипобазидии. Такая сложная базидия называется гетеробазидией (рис. 101, 2-4). Третий тип базидии – базидия, разделенная поперечными перегородками на 4 клетки, по бокам которых возникают базидиоспоры – фрагмобазидия (рис. 101, 5). Она образуется из покоящейся клетки – телиоспоры и ее называют также телиобазидией.

В настоящее время при разделении базидиомицетов на подклассы принимают во внимание не только строение базидий, но и их развитие, формирование базидиоспор. На этом основании выделяют 3 подкласса.

Подкласс Heterobasidiomycetidae – Гетеробазидиомицеты. В этот подкласс объединяют все базидиомицеты, которые имеют пробазидии (телиоспоры) и фрагмобазидии. Фрагмо-

базидия возникает из покоящейся, толстостенной споры, называемой телиоспорой или пробазидией. Пробазидия – это предшественница базидии, ее зимующая стадия. Кроме того, при ее прорастании часто возникает дрожжевидный мицелий на поперечных стенках его имеются поры в виде точек, производные от долипоровых пор, без парентосом. Плодовых тел нет. В составе подкласса исключительно грибы-паразиты высших растений. По способу прорастания пробазидий выделяют 2 порядка.

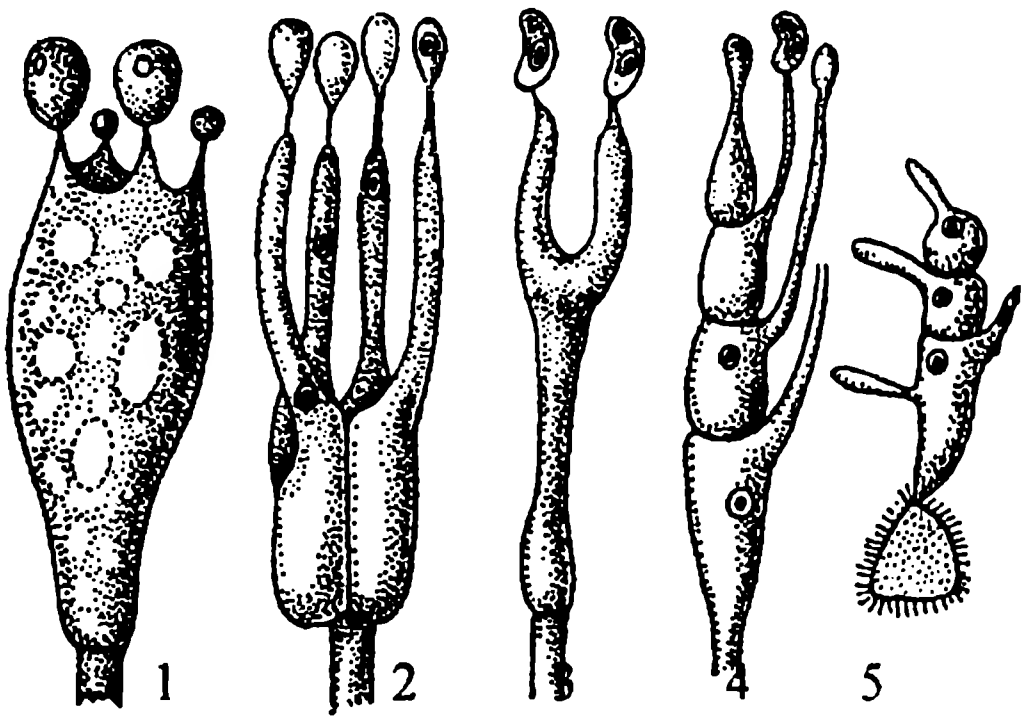


Рис. 101. Типы базидий
1 – холобазидия, 2–4 – гетеробазидии, 5 – фрагмобазидия или телиобазидия.

Порядок Ustilaginales – Головневые. Головневые грибы обширная группа паразитических организмов (около 1200 видов). Грибы поражают тычинки и завязь в цветках, листья и стебли, даже корни растений. Инфицированные части растения выглядят как обугленные или покрытые сажей, в связи с чем заболевание носит название “головня”. Образующаяся в пораженных грибами органах растения-хозяина черная пылящаяся масса, сходная с сажей, представляет собой скопление спор. Эти споры называют головневыми или телиоспорами. Они в зрелом состоянии диплоидны.

Прорастание головневых спор происходит с образованием промицелия (ростовой гифы), на которой располагаются мелкие клетки – споридии.

Рассмотрим цикл развития головневых грибов. Из биполярно детерминированных базидиоспор (+ и –) прорастает дрожжевидный мицелий. Он гаплоидный и может жить как

сапрофит. Его можно культивировать на богатой почве. При встрече двух генетически различных клеток таких мицелиев они копулируют друг с другом, при этом сливаются только их цитоплазмы, а ядра образуют пару – дикарион. Содержимое дикариона покрывается оболочкой и возникает дикариотическая клетка. Из нее возникает дикариотическая гифа, которая теперь в состоянии инфицировать растение-хозяина. Способность к паразитизму проявляется только в дикариотической фазе. Дикариотический мицелий распространяется в теле хозяина и образует в определенных органах или частях тела дикариотические головневые споры, в которых потом происходит кариогамия. Дикариотический мицелий у отдельных видов с пряжками.

Дикариотический мицелий проникает в клетки апикальной меристемы проростка растения-хозяина откуда и идет его распространение в тканях растения, где мицелий располагается межклетно. Нахождение гриба в тканях растения до определенного времени мало сказывается на внешнем облике зараженного растения. Позднее пораженные органы полностью разрушаются гифами гриба. Гифы гриба покрываются толстой, темноокрашенной оболочкой (рис. 102Е) и он вначале распадется на дикариотические головневые споры, позднее ядра их сливаются. В этой стадии головневые споры гомологичны молодым базидиям, так как произошла кариогамия и возникла диплоидная клетка. В этом состоянии головневую спору называют пробазидией. Головневая спора прорастает после перезимовки вначале в несептированную гифу (рис. 102А). При этом происходит мейоз, так что возникшие 4 гаплоидных ядра ограничиваются поперечными перегородками (рис. 102Б). В этой стадии, называемой промицелием, возникает септированная фрагмобазидия. Она отделяет боковые гаплоидные базидиоспоры, причем ядра базидии не иммигрируют в эти боковые выросты, называемые споридиями. В них переходят только дочерние ядра, которые возникают при делении ядер базидии. Поэтому в узком смысле это не базидиоспоры (рис. 102Б). Их соотношение детерминировано 1:1, как (+ и –). При хорошем питании базидия может формировать но-

вые базидиоспоры. Цикл развития гапло-дикариотический, он представляет собой аналог гапло-диплоидного цикла у дрожжей.

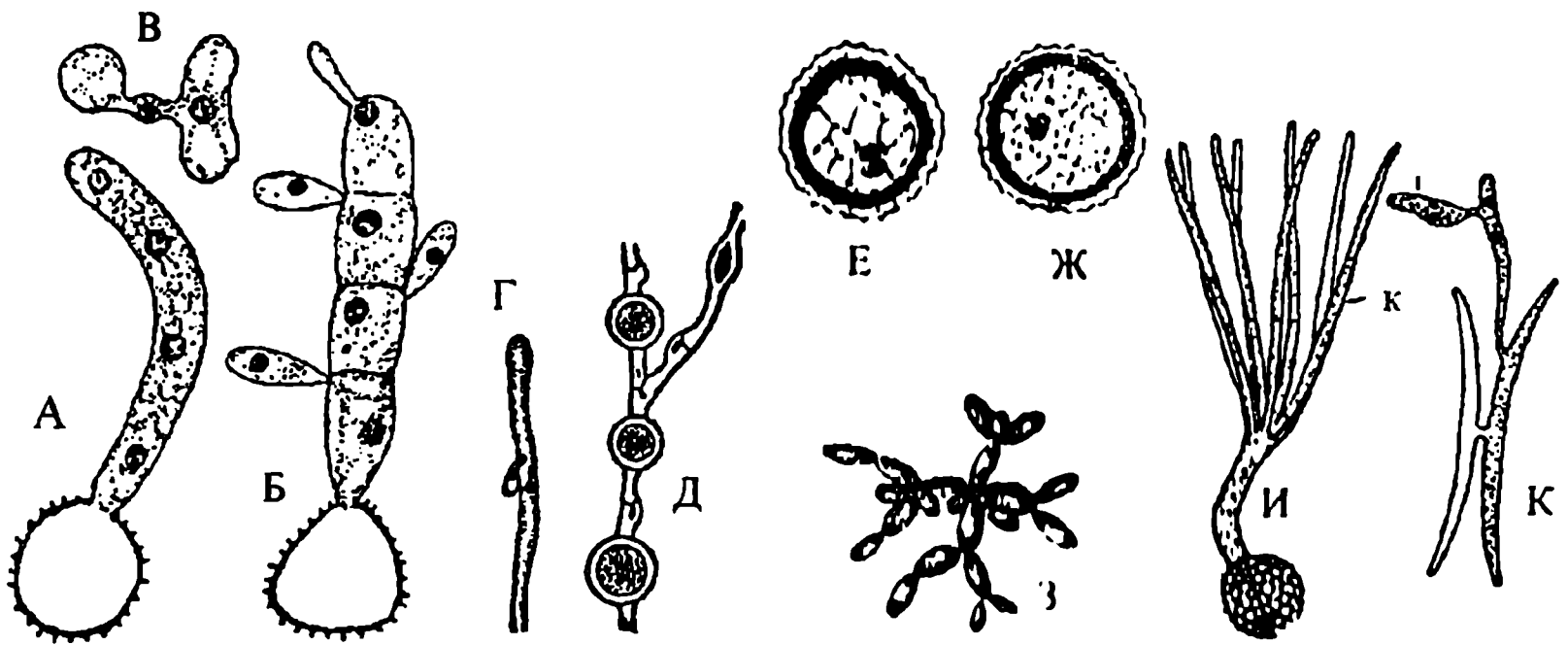


Рис. 102. Головневые и Тиллецевые.

А–В – *Ustilago scabiosae*, проросшие головневые споры и образование четырехклеточной базидии. В – *Ustilago carbo* копулирующие базидиоспоры. Г – *Entyloma calendulae*, мицелий с пряжками и парами ядер. Д, Е, Ж – *Ustilago viijckii* образование головневых спор, дикариотической и диплоидной. З – *Ustilago carbo*, проросшая головневая спора. И – *Ustilago caries* из проросшей головневой споры вырастает базидия с четырьмя парами верхушечных базидиоспор (к). К – *Ustilago caries*, копуляция базидиоспоры с конидией.

Как и у дрожжей, единичные формы головни кукурузы (*Ustilago zeae*) являются гапlobионтами. Другие имеют явно дикариотический тип цикла развития, при этом базидиоспоры копулируют друг с другом (рис. 102 Б, К). Есть виды, у которых базидия возникает сразу после редукционного деления ядра в головневой споре.

Хозяйственное значение головневых состоит в том, что есть группы видов (около 20), ежегодно приносящих значительный ущерб зерновым культурам во всех странах мира. Снижение урожайности в отдельные годы может достигать 10–30% и более. В нашей стране наиболее распространены и вредоносны пыльная головня пшеницы, а также головня ячменя, овса, проса, пузырчатая головня кукурузы.

Возбудителем пыльной головни пшеницы является гриб *Ustilago tritici*, при этом все части колоса разрушаются, за исключением стержня, замещаясь черной споровой массой. Заражение происходит еще во время цветения пшеницы. Голов-

новые споры попадают на рыльце пестика, где они прорастают в фрагмобазидию. Дикарион возникает здесь путем перехода ядер из одной клетки базидии в другую при копуляции соседних клеток. Дикариотический мицелий проникает в завязь, а затем в зародыш семени и зимует в нем, а следующей весной прорастает одновременно с прорастанием зерновки. Гифы гриба проникают в колос и, обильно разрастаясь, разрушают все ткани в нем, распадаясь на отдельные головневые споры, вновь заражая цветущие растения. Цикл развития завершается за два вегетационных периода.

Пыльная головня овса (возбудитель *Ustilago avenae*) также полностью разрушает все части цветка, но инфицируются не цветки, а поверхностные ткани зерновок, в которых мицелий зимует, не проникая в зерновки. Возбудители пыльной головни проса (*Sphacelotheca destruens*), пыльной головни кукурузы и сорго (*Sorosporium reilianum*) сходны по циклу развития с пыльной головней овса. Проростки растений инфицируются в почве в течение всего довсходового периода.

Кукурузу поражает и возбудитель пузырчатой головни (*Ustilago zeae*). Гриб вызывает местное заражение различных органов: листьев, междоузлий, отдельных цветков. Головневые споры прорастают в четырех клеточную базидию. Базидиоспоры почкуются еще на базидии, образуя цепочки клеток. Инфекцию вызывает также дикариотический мицелий, возникающий при копуляции клеток (+ и –). Проникая в ткани, он вызывает местное поражение в виде вздутий – галлов. Галлы имеют иногда размер до 5 см в диаметре. Возбудитель заболевания, как и сама кукуруза, имеет американское происхождение. Молодые галлы, в которых не началось спорообразование, в Мексике используются в пищу.

На листьях и стеблях злаков (полевица, лисохвост, тимopheевка и др.) распространена полосчатая головня, вызываемая грибом *Ustilago striiformis*. Гриб образует спороношение в виде коротких черных полосок. В тычинках и завязи многих гвоздичных формирует свои черные сорусы *Ustilago violaceae*.

Головневые грибы очень тонко приспособились к паразитизму. Зараженное растение не погибает, поражаются только

наиболее важные органы. Паразитирующий вид имеет несколько рас или биотипов, которые поражают только определенные сорта культурных растений. Это свидетельствует о высокой специализации паразитов.

В настоящее время защита зерновых культур от головневых грибов является общегосударственной задачей. Разработаны и внедряются научно обоснованные комплексные мероприятия, сочетающие химические меры борьбы с возбудителями с селекционными методами выведения устойчивых к болезням сортов. Одним из элементов системы защиты является протравливание семян. Зерно обрабатывают фунгицидами, убивающими споры и мицелий грибов, распространенных на поверхности зерновки и в ее поверхностных тканях. Для этой цели используют формалин, гранозан, меркуриан и др.

С возбудителями пыльной головки пшеницы и ячменя, которые сохраняются в тканях зерновок, используют термические методы обеззараживания, например, термическая обработка в течение 4 часов при температуре $+28-39^{\circ}\text{C}$, а затем в течение 7–8 мин. при температуре $+52-59^{\circ}\text{C}$. Эта температура убивает мицелий гриба, который трогается в рост и не повреждает зародыша зерновки.

Порядок Tilletiales – Тиллециевые. Этот порядок отличается от головневых тем, что в головневой споре не происходит кариогамия, она остается дикариотической. После ее прорастания ядра сливаются и происходит мейоз. Базидия имеет иную форму. Поперечных перегородок нет и она напоминает одноклеточную холобазидию, на вершине которой лежат 4 или 8 базидиоспор (рис. 101И), копулирующих между собой посредством особого рода мостиков. Таким образом, базидии этого порядка представлены особым типом. Виды этого порядка, как и головневые, паразитируют на дикорастущих и культурных злаках.

Возбудителем твердой головки пшеницы является гриб *Tilletia caries*. Телиоспоры споры (или головневые) находятся на поверхности зерновок и заражают проростки пшеницы. Весной телиоспоры прорастают в фрагмобазидию. Базидиоспоры копулируют между собой, возникает дикариотический мицелий, который и проникает в апекс проростка. По мере

роста и дифференциации растения гриб перемещается в формирующиеся зерновки, где и происходит спорообразование. Ткани эндосперма и зародыша заменяются головневыми спорами. Зерновка сохраняет внешние покровы не поврежденными, но вместо эндосперма в ней темная масса спор. Проростки пшеницы восприимчивы к заражению в течение 1-8 дней после прорастания, а в дальнейшем растения сохраняют устойчивость к инфекции. Цикл развития гриба завершается за один вегетационный период. Виды рода энтилома (*Entyloma*) поражают прежде всего сложноцветные (рис. 102Г).

Краткий обзор порядков Головневые и Тиллециевые. Промицелий головневых грибов в большинстве интерпретируют как базидию прочих базидиомицетов; у головневых – фрагмобазидия, а у тиллециевых – холобазидия. По мнению некоторых микологов, головневые принадлежат к эндомицетам (дрожжи и др.) и их следует размещать внутри аскомицетов. Этот подход связан с тем, что промицелий представляет собой сумку с экзогенным спорообразованием. Еще не полностью стабилизировавшаяся дикариофаза и дрожжевой рост свидетельствуют о родовой близости к аскомицетам.

Среди гетеробазидиомицетов или телиобазидиомицетов описано несколько родов дрожжей. У отдельных видов, относящихся к роду родоспориდიум (*Rhodosporidium*), половое размножение в значительной степени сходно с таковым у головневых грибов. Род родоспориდიум объединяет 20 видов, часть из них размножается половым путем (совершенная форма гриба), а другая часть видов размножается только бесполом путем (анаморфы). Виды несовершенной формы объединены в род красные дрожжи (*Rhodotorula*), живущие в сахаристых выделениях как сапрофитная стадия.

Виды рода родоспоридиума, размножающиеся половым путем, образуют сходный с головневыми септированный промицелий (фрагмобазидию) из шаровидной пробазидии. Грибы с дрожжевидным ростом по их совершенной форме можно присоединить к аскомицетам или базидиомицетам. Отсутствие совершенной формы указывает на принадлежность этих базидиомицетов к дрожжам, что подтверждают различные

ультрамикроскопические и биохимические показатели. У головневых грибов, с одной стороны, и аскомицетов, с другой, мы видим возможный корень близкого исторического родства аскомицетов и базидиомицетов. Специализация дрожжей на сахаристых субстратах и головневых на высших растениях как хозяевах – это необходимое эволюционное, прогрессивное развитие и приспособление, при этом первоначальные признаки все-таки частично еще остаются. Во всяком случае, от близко родственных порядков гетеробазидиомицетов мог происходить переход к холобазидиомицетам.

Порядок Uredinales – Ржавчинные. Порядок объединяет многие тысячи грибов-паразитов, возбудителей очень широко распространенного заболевания растений, известного под названием “ржавчинная болезнь”. Мицелий гриба содержит капли масла, окрашенного пигментом в оранжевый цвет. Такие капли масла содержатся и в спорах гриба. Благодаря этому маслу пораженные участки растения (листья, стебли и др.) в виде пятен и полосок имеют ржаво-бурый цвет, по внешнему виду напоминающий ржавчину. Отсюда и название этой группы грибов.

Мицелий гриба, как и у головневых, располагается в межклетном пространстве, не поражая ткани. В клетки растения-хозяина проникают гаустории (рис. 103г). Мицелий редко пронизывает все растение (как *Uromyces pisi*) – в большинстве локализован только в инфицированном участке. На дикариотических гифах нет пряжек. В сравнении с аскомицетами имеются одинаковые следующие признаки: биполярная гетероталлия (+ и –), спермации и улавливающие гифы как половые органы, простые септы, ярко выраженные несовершенные формы (анаморфы). За редким исключением ржавчинные грибы не образуют плодовых тел, что обусловлено их приспособлением к паразитическому образу жизни, в большинстве на коротко живущих травянистых органах высших растений.

Они характеризуются большим разнообразием спор. В полном половом цикле развития имеется 5 видов спор (рис. 105), которые последовательно появляются со сменой ядерных фаз и часто растения-хозяина.

В качестве типичного представителя можно описать цикл развития стеблевой линейной, или черной ржавчины (*Russinia graminis*). Базидиоспоры прорастают на листьях барбариса. Их первичный мицелий проникает в лист и разрастается в межклетном пространстве в паразитический мицелий с гаусториями. Клетки мицелия одноядерные, гаплоидные. Из каждой базидиоспоры развивающийся мицелий образует вблизи поверхности листа (субэпидермально) кувшинообразную *пикниду*, называемую также сперматогонием (рис. 103А), а на нижней поверхности листа округлый комплекс гиф, *основание эцидия*, на котором затем появляется орган спороношения – *эцидий* (рис. 103Б).

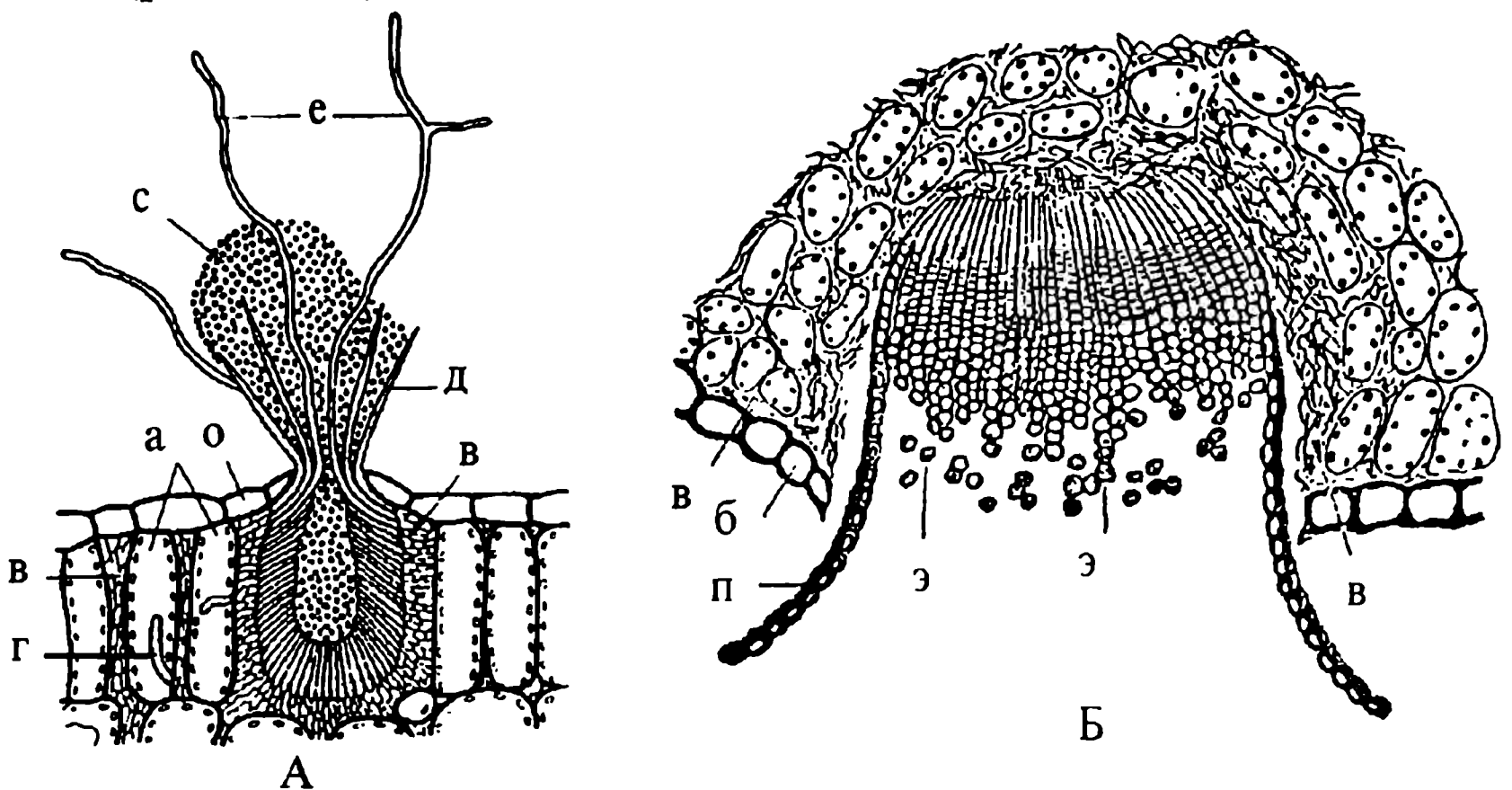


Рис. 103. Ржавчинные грибы. *Russinia graminis*.

А – пикнида на листе барбариса, продольные разрез; Б эцидий; а палисадные клетки листа с гаусториями (г), б эпидермис, в гаплоидный межклетный мицелий, д – перифизы, е – улавливающая гифа, с спермации, п – псевдоперидий, э – дикариотические эцидиоспоры.

Пикниды, сформированные гаплоидным мицелием, можно сравнить с половыми органами. В полости пикниды на удлиненных гифах формируются одноклеточные спермации, называемые также пикноспорами. Развиваясь, пикниды прорывают эпидермис листа и открываются отверстием наружу. На нижней поверхности листа барбариса из гаплоидных гиф формируется участок базальных клеток, которые принимают ядра

противоположных генетических знаков для создания дикариона. Следует отметить, что пикниды и основание эцидия развиваются на генетически однородном мицелии.

У ржавчинных грибов на фрагмобазидии образуется по две споры разных половых знаков, т.е. базидия дает биполярные споры и из них появляются мицелии $+$ и $-$. Дикариотический мицелий может возникнуть, когда сливаются клетки или мицелии противоположных генетических типов ($+$ и $-$). Он возникает из базальных клеток эцидиального основания двумя возможными путями, но для этого должны появиться ядра и гифы противоположного знака.

Первый путь – перенос ядер через спермации, его осуществляют пикниды. Их кувшинообразной формы плектенхимное тело сформировано мицелием и при созревании пикниды происходит прорыв эпидермиса листа барбариса (рис. 103А). Наружу выходят стерильные гифы *перифизы*, окружающие устье пикниды. В центре пикниды слоем расположены короткие, толстые гифы, отчленяющие спермации, которые тоже выходят наружу, погружены в сахаристую жидкость. Спермации не могут вызвать заражение здоровых листьев. Их функция состоит в переносе своего ядра на *принимающую гифу*. Принимающая гифа соединяет гаплоидные мицелии между пикнидой и эцидиальным основанием (рис. 104В и 106). Она не имеет сплошных поперечных стенок. Спермации сливаются с принимающей гифой только противоположного знака. В принимающей гифе ядро спермация перемещается через перфорации от клетки к клетке до основания эцидия, где в базальных клетках оно основывает дикариотическую клетку.

Второй путь – перенос ядер через соматогамию, когда сливаются гифы ($+$ и $-$) в тканях хозяина. Обычно это происходит при смешанной инфекции, когда рядом прорастают базидиоспоры ($+$ и $-$).

После формирования дикарионов, в базальных клетках эцидиального основания формируется эцидий, имеющий бокаловидную форму оранжевой окраски. Он выступает наружу, прорывая эпидермис листа. Внутри эцидия формируются многочисленные цепочки дикариотических *эцидиоспор* (рис.

103Б). В одном эцидии возникает до 10 000 эцидиоспор. Цепочки эцидиоспор обычно состоят из собственно спор и мелких, позднее расслизняющихся промежуточных клеток (рис. 104, н₁, н₂).

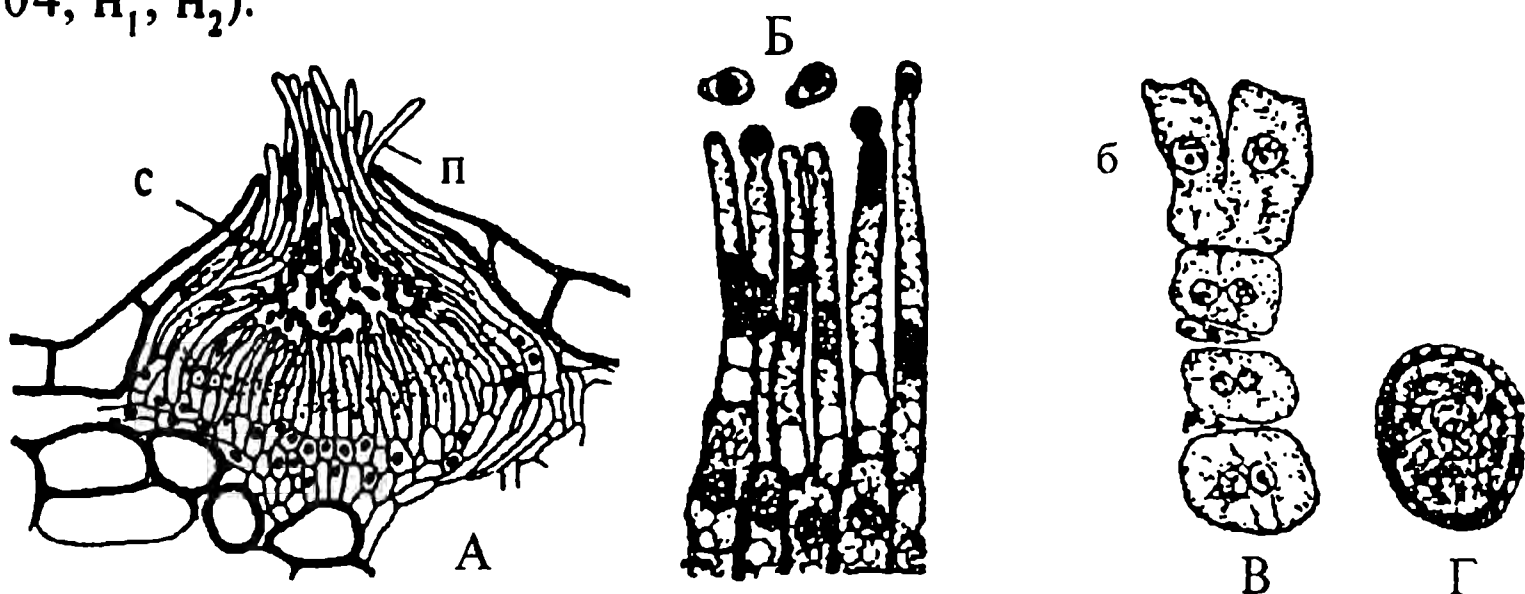


Рис. 104. Ржавчинные грибы.

А – *Gymnosporangium clavariiforme* Пикниды на листе баярышника, эпидермис с верхней стороны: с – спермации, п – парафизы. Б – *Peridermium strobi* Отчленение одноклеточных сперматиев. В – *Phragmidium speciosum* Базальные клетки с копуляционным мостиком (б), а₁ и а₂ – двуядерные эцидиоспоры, н₁ и н₂ – промежуточные клетки. Г – зрелая эцидиоспора.

Периферические клетки образуют покров эцидия – *псевдоперидий* (рис. 103, п). Оболочка перидия на вершине разрывается и эцидий принимает форму урны, заполненной эцидиоспорами, которые при созревании выпадают наружу.

Эцидиоспоры могут вызвать заражение только злаков. На листьях или стеблях злаков эцидиоспоры прорастают в зародышевый мицелий, проникающий через устьице в ткань листа, где образует межклетный дикариотический мицелий с гаусториями. В дальнейшем под эпидермисом образуется сплетение гиф мицелия (*уредопустулы*), на котором формируются овальные, двуядерные, оранжевые, на ножках *уредоспоры* (рис. 105А)..

К осени на месте уредоспор образуются двухклетные *телейтоспоры* (рис. 105В). Они вместе с мицелием образуют *телейтопустулу*. Вначале телейтоспоры двуядерные, затем ядра сливаются (кариогамия) и возникает диплоидное ядро. Телейтоспоры с толстой стенкой, которая защищает ее содержимое от сухости и холода. Они зимуют на стерне или соломе (в скирдах) культурных и дикорастущих злаков. Весной обе дипло-

идные клетки (пробазидии) через проростковые поры прорастают (рис. 105, Г). После редукционного деления ядра формируется две фрагмобазидии, каждая с 4 гаплоидными базидиоспорами.

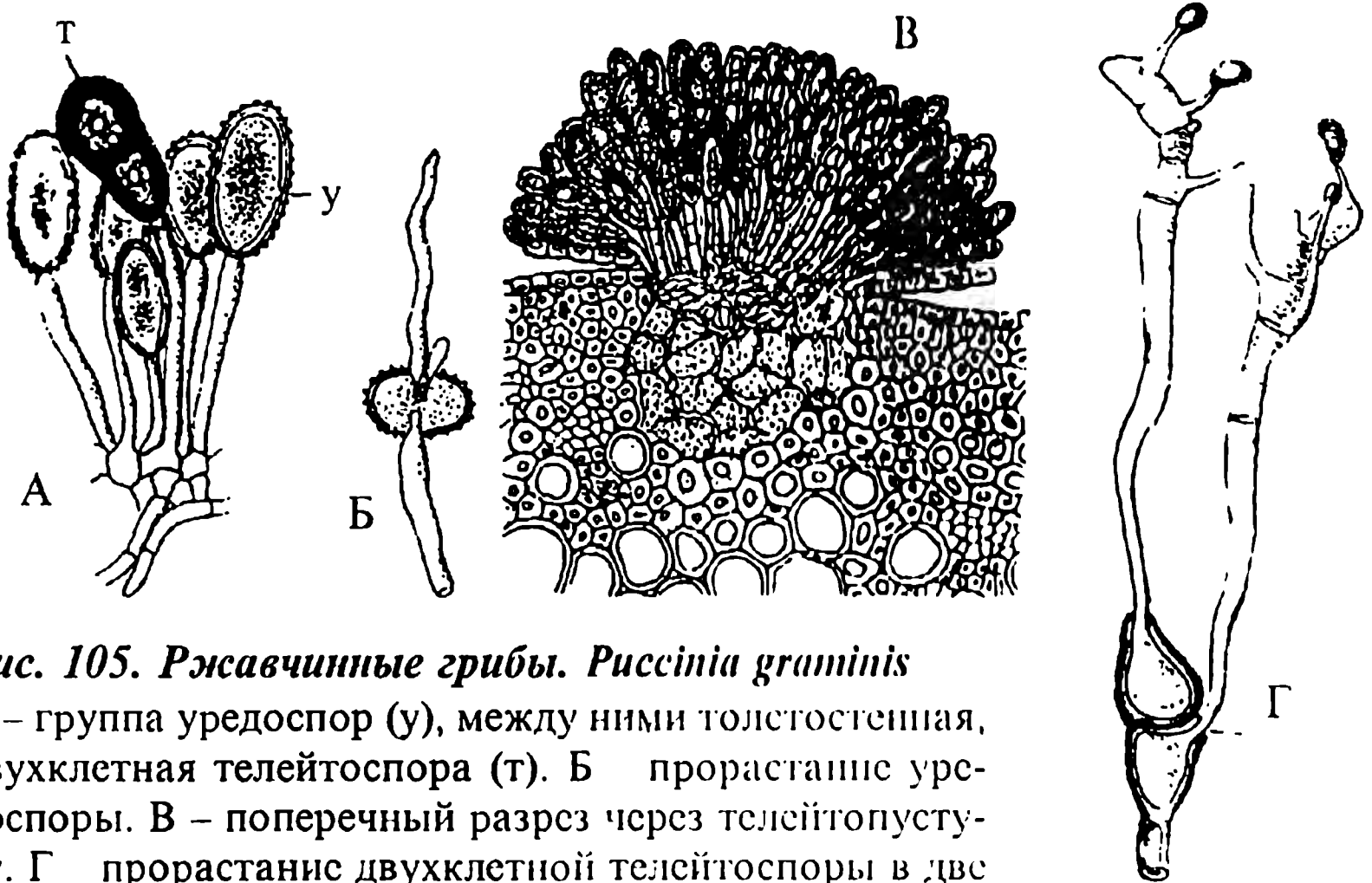


Рис. 105. Ржавчинные грибы. *Puccinia graminis*

А – группа уредоспор (у), между ними толстостенная, двухклетная телейтоспора (т). Б – прорастание уредоспоры. В – поперечный разрез через телейтопустулу. Г – прорастанис двухклетной телейтоспоры в две фрагмобазидии.

Таким образом, в цикле развития возникает 5 различных типов спор: монокариотические гаплоидные базидиоспоры (1) и гаплоидные спермации (2), дикариотические эцидиоспоры (3) и уредоспоры (4), а также вначале дикариотические, а затем диплоидные телейтоспоры (5). Гриб *Puccinia graminis*, имеющий все типы спор, относится к так называемым полным формам (рис. 106).

У многих ржавчинных грибов некоторые типы спороношений отсутствуют. Эти виды считаются неполными формами. Возбудитель стеблевой ржавчины злаков развивается на растениях двух различных семейств. Подобные виды относятся к разнохозяйственным формам. Многие виды весь цикл развития проходят на одном растении-хозяине. Их называют однохозяйственными формами. При этом, благодаря подавлению одних или других типов спор, происходит дополнительное упрощение в жизненном цикле и возникают различные типы циклов. Когда выпадают эцидиоспоры, то цикл развития на-

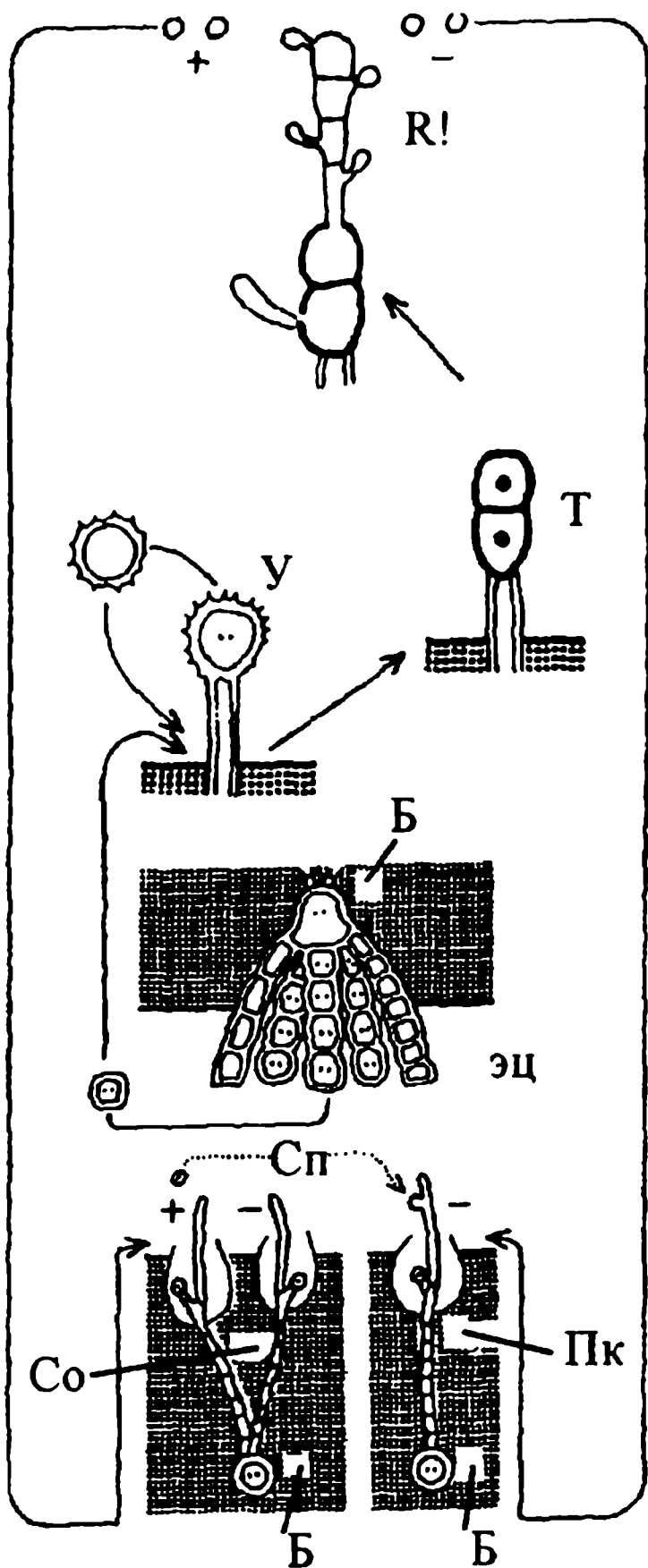


Рис. 106. Схема цикла развития стеблевой ржавчины злаков.

Гаплоидная фаза — тонкие линии, дикариотическая — двойные линии; диплоидная фаза — толстые линии. R — редукционное деление. Б — базальные клетки. Со — соматогамия. Сп — оплодотворение через спермации. Пк — пикнида. Эц — эцидий. У — уредоспора. Т — телейтоспора. Тонкие пунктирные точки — развитие гриба на листе барбариса, грубые точки — на злаках.

зывают брахитип (например, у *Uromyces fabae* — возбудителя ржавчины бобов); если выпадают эцидиоспоры и уредоспоры — микротип (например, траншелия бурая — *Tranzschelia fusca*); когда прорастают телейтоспоры без периода покоя — лектотип (например, возбудитель ржавчины мальвы — *Russinia malvacarum*); если нет уредоспоры — опсистип (например, возбудитель ржавчины рябины, промежуточный хозяин можжевельник — *Gymnosporangium juniperinum*); отсутствуют уредоспоры и телейтоспоры — эндотип (например, возбудитель ржавчины растения молодило вечнозеленое *Endophyllum sempervivi*); у несовершенных ржавчинных грибов нет эцидиоспор, телейтоспор и базидиоспор. В областях с коротким вегетационным периодом сокращение цикла развития на хозяине имеет свои преимущества.

Такой же, как у стеблевой ржавчины злаков, известен цикл развития у ржавчины гороха и чины (возбудитель *Uromyces pisi*). Пикниды и эцидии развиваются на листьях молочая. Пораженные растения мелкие, не ветвятся, желтеют, с толстыми листьями и не цветут. Уре-

до- и телейтоспоры развиваются на листьях гороха и видах чины. Ржавчину фасоли вызывает гриб *Uromyces phaseoli*. Пикниды и эцидиоспоры возникают летом на гипертрофированных, гофрированных листьях. Эцидиоспоры инфицируют другие листья фасоли, на которых осенью образуются уредоспоры и цикл завершается образованием телейтоспор. К однохозяйственным ржавчинным грибам относится род фрагмидиум (*Phragmidium*), виды которого паразитируют на растениях из семейства розоцветных (рис. 107).

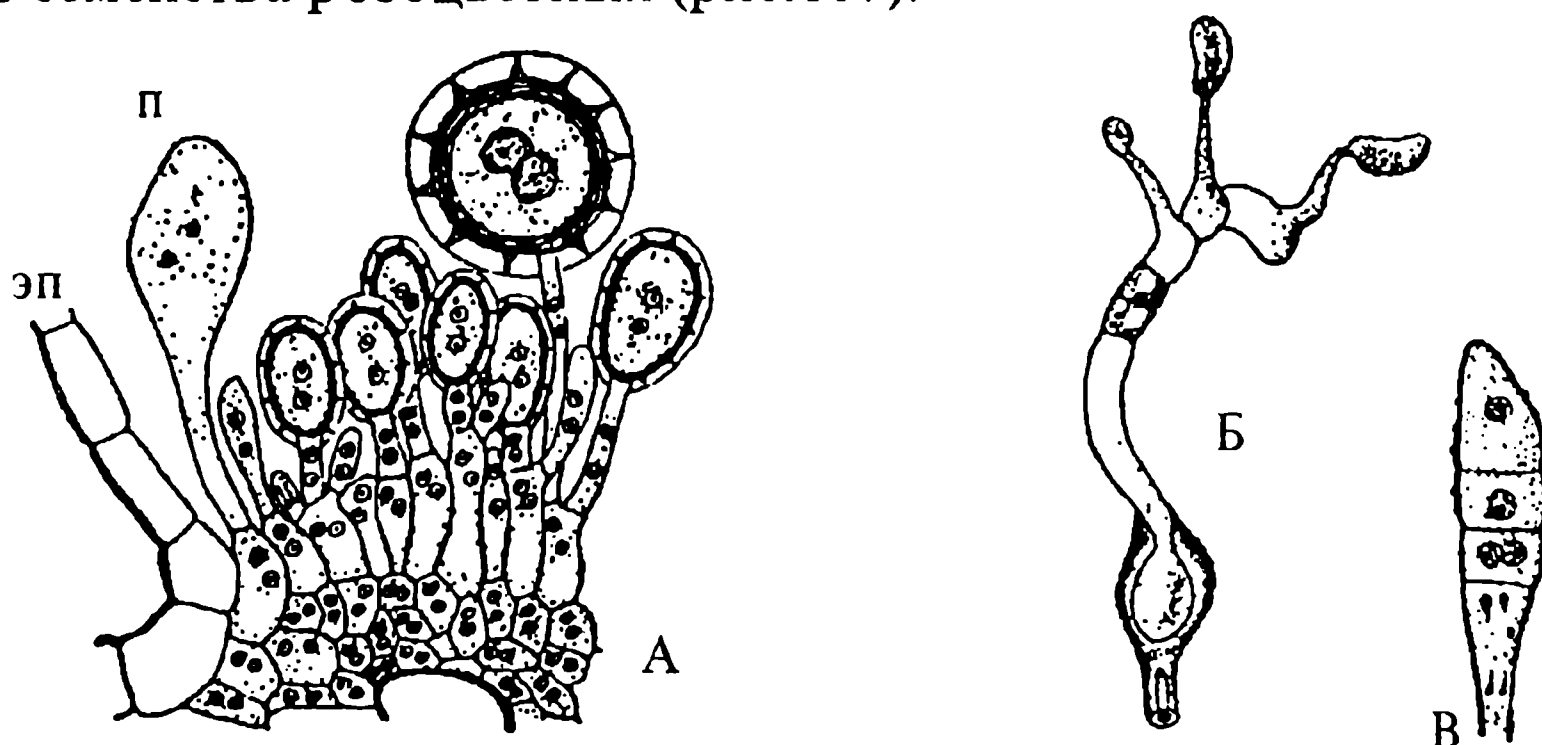


Рис. 107. Ржавчинные грибы.

А – *Phragmidium rubi*. Уредопустула с дикариотическим мицелием с уредоспорами различного возраста, слева эпидермис (эп) растения-хозяина, п – парафизы. Б–В – телейтоспоры различных ржавчинных грибов. Б – *Uromyces appendiculatus*, с одноклетной телейтоспорой и базидией. В – *Phragmidium violaceum*. Внизу клетки с парами ядер, верхние – со слившимися ядрами.

Эцидиоспоры здесь не развиваются (брахитип). На нижней стороне листа цепочки эцидиоспор окружены парафизами, а не псевдоперидием. Телейтоспоры на ножках, многоклеточные, состоят из 3–32 клеток. Виды рода кронарциум (*Cronartium*) имеют одноклетные телейтоспоры, без ножек. Они прорастают осенью. Виды этого рода вызывают пузырчатую ржавчину сосны.

Ржавчинные грибы наносят большой вред сельскохозяйственным растениям. В отдельные годы потери урожая от них составляют около 25%. Питаясь за счет растения-хозяина, они снижают его продуктивность.

Кроме стеблевой линейной ржавчины широко распространена корончатая ржавчина овса (*Puccinia coronifera*), промежуточным хозяином является крушина слабительная. Во влажные годы большой вред наносит желтая ржавчина пшеницы (*Puccinia striiformis*). Весьма вредоносна и ржавчина подсолнечника, которую вызывает однохозяиственный ржавчинный гриб *Puccinia helianthi*

Филогения ржавчинных грибов. Ржавчинные грибы очень древняя группа, была широко распространена в карбоне и паразитировала на папоротниках. Образующие базидии ржавчинные грибы и аскогенные тафриномицеты могли иметь общий родственный корень. Обе группы имеют в своем цикле развития физиологически самостоятельный дикариотический мицелий. Представители древних групп тафриномицетов также паразитировали на папоротниках. В мезозое ржавчинные перешли на голосеменные, особенно хвойные, а в верхнем мелу на покрытосеменные растения. С проникновением в холодный климат, вероятно, появились пробазидии, т.е. возникли телеитоспоры с толстыми стенками.

Вопрос о первичности однохозяиственных или разнохозяиственных ржавчинных грибов пока не решен и вызывает дискуссии.

Порядок Auriculariales – Аурикуляриевые. Характерным признаком порядка является септированная фрагмобазидия. Паразитические рода без плодового тела (например, *Herpobasidium*, *Helicobasidium*) указывают на близкое историческое родство с ржавчинными. Другие представители этого порядка имеют различные плодовые тела. Виды рода аурикулярия (*Auricularia*) имеют уховидные, студенистые плодовые тела (рис. 108А).

Они несут на гладкой, вогнутой поверхности гимений. Базидии, как у всех аурикуляриевых, четырехклетные. Из клеток вырастают боковые стеригмы и формируются базидиоспоры (рис. 108Б). У многих аурикуляриевых имеется хорошо развитая пробазидия. В ней долгое время имеется 2 ядра. При формировании базидии они сливаются. После мейоза возникает собственно базидия. Базидиоспоры при прорастании, например, у видов рода аурикулярия, формируют многие поперечные стенки и образуют в каждой конечной клетке боль-

шое число конидий. Все виды этого рода сапрофиты, живут на мертвой древесине. Широко распространены на Дальнем Востоке. В Японии используются в пищу.

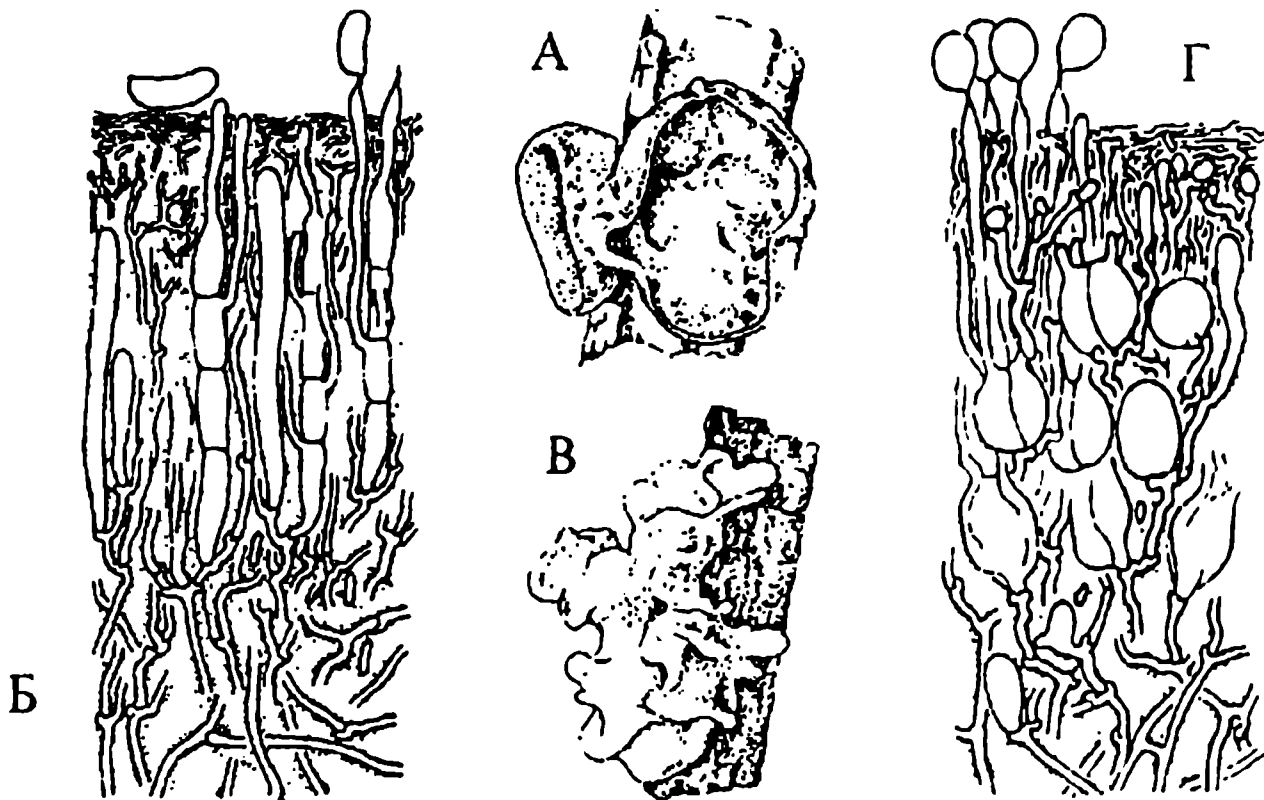


Рис. 108. Аурикуляриевые.

А *Auricularia auricula-judae* плодовое тело. Б — поперечный разрез через гимений. В — *Tremella mesenterica* плодовое тело. Г — поперечный разрез через гимений.

Порядок Tremellales — Дрожалковые. Их фрагмобазидия разделена двумя продольными перегородками, расположенными так, что сверху базидии просматривается крест (рис. 108Г). Они живут главным образом на отмершей древесине, реже на других субстратах или же как паразиты на других грибах. Паразитические формы не имеют плодовых тел. Виды родов дрожалка (*Tremella*) и эксидия (*Exidia*) образуют крупные, подушковидные или листовидные, коричневые, бурые и черные, студенистые плодовые тела (рис. 108В).

Краткий обзор ржавчинных, аурикуляриевых и дрожалковых. Родственные исторические связи между этими порядками отчетливо прослеживаются в строении базидий и циклах развития. За исключением ржавчинных грибов, в жизненном цикле названных порядков появляются дрожжевидные стадии. Базидиоспоры прорастают конидиями или вторичными спорами. В то время как у ржавчинных нет плодовых тел, у аурикуляриевых и дрожалковых имеются различные формы пло-

довых тел, хотя у паразитических представителей их также нет. Конвергентное возникновение форм плодовых тел наблюдается и у холобазидиомицетов (рис. 110). Гимениальная поверхность может увеличиваться за счет складок, морщин, трубочек и зубчиков. Виды рода аурикулярия показывают переход от гладкого гимения к морщинистому, до морщинисто-порового, т.е. просматривается тенденция к образованию гименофора. У аурикуляриевых, отчасти, появляется мицелий с пряжками, возникающий после соматогамии с характерной дикариофазой.

В пределах класса Гетеробазидиомицетов выделяют 2 порядка с холобазидиями: Экзобазидиальные (*Exobasidiales*) и Дакримицетовые (*Dacrymycetales*).

Порядок *Exobasidiales* – Экзобазидиальные. С этого порядка начинается ряд грибов с холобазидиями, но мицелий с простыми, а не с долипоровыми септами. Представители этого порядка живут как паразиты на цветковых растениях (в Европе, прежде всего, на вересковых) и не образуют плодовых тел. Часто у пораженного растения они вызывают галловидные деформации (рис. 109Б), которые проявляются через гипертрофию мезофилла листа.

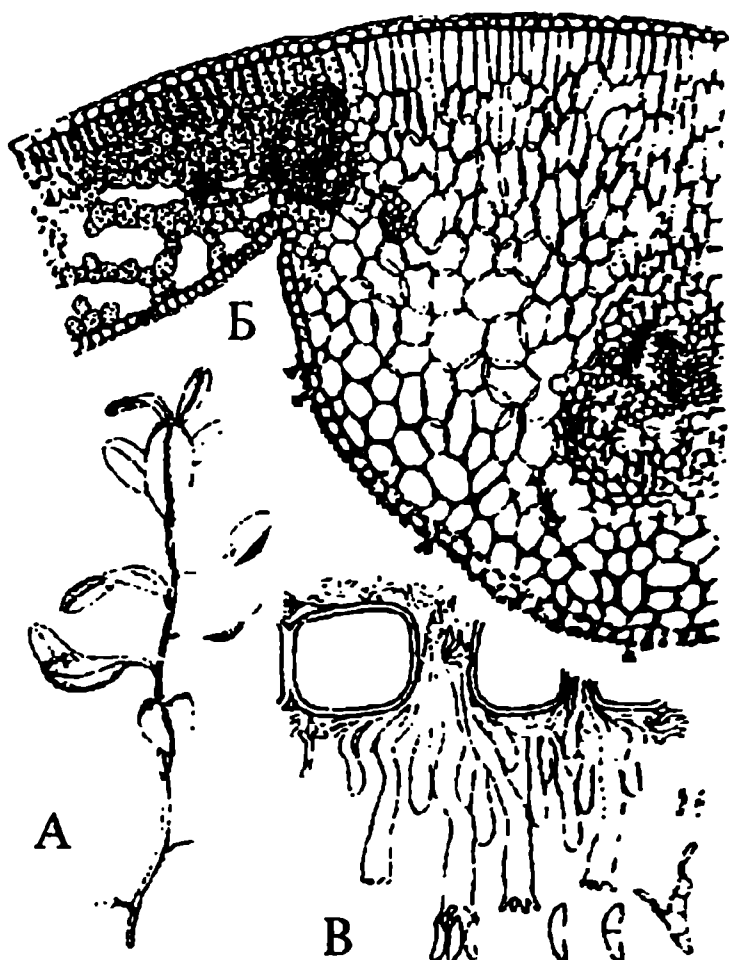


Рис. 109. Экзобазидиальные.
Экзобазидиум брусничный
(*Exobasidium vaccinii*)

А – брусника с 3 пораженными грибом листьями. Б – поперечный разрез через пораженный лист, слева нормальная ткань, справа – гипертрофированная мицелием гриба. В – между эпидермальными клетками проросший мицелий с базидиями и прорастание базидиоспор.

Мицелий пронизывает ткань листа межклетно, но проникает и вовнутрь клеток. Пораженные участки краснеют от антоциана, а хлорофилл разрушается. На мицелии, растущем между эпидермальными клетками, под кутикулой формируются базидии. Кутикула разрывается и базидии выступают наружу. На зрелой базидии формируется 2–6 боковых базидиоспор. Базидиоспора, попадая в каплю воды, становится 3–5-клетной (рис. 109В). С обоих концов ее прорастают тонкие гифы, от которых отшнуровываются мелкие конидии, заражающие листья брусники. Цикл развития был изучен М.С. Ворониным в 1867 году.

Порядок Dasyscyetales – Дакримицетовые. Они имеют базидии вилообразной формы, двуспоровые. Базидиоспоры многоклеточные с 3–7 септами. В отличие от остальных базидиомицетов такие базидиоспоры встречаются у некоторых видов аурикуляриевых. Базидиоспоры прорастают гифами, которые отчленяют конидии. Все дакримицеты – сапрофиты на гниющей древесине. Плодовые тела разнообразной формы: подушковидные, чашевидные, булавовидные. По консистенции хрящеватые или студенистые, нередко окрашены каротиноидами. Гифы грибов с пряжками.

Краткий обзор порядков Экзобазидиальных и Дакримицетовых. Оба порядка не столь сильно различаются и можно установить у них общие основные признаки. Прорастание септированных поперечными перегородками базидиоспор с крючковидной формой конидий – это признак, который у прочих базидиомицетов с холобазидиями не встречается. Отдельные виды экзобазидиальных грибов формируют базидии только с двумя стеригмами (рис. 101. 3).

Экзобазидиальные грибы показывают на исторические родственные связи с аскомицетами и базидиомицетами, поэтому многие микологи ставят экзобазидиальные грибы “как аскомицеты с экзогенными спорами” вблизи тафриновых (*Tarphrinales*). Тем не менее, экзобазидиальные и дакримицетовые по типичным базидиям, а также по ультраструктурным признакам, несомненно, являются настоящими базидиомицетами.

Подкласс *Holobasidiomycetidae* (*Homobasidiomycetidae*) – Холобазидилмицеты, или Гомобазидиомицеты

Подкласс объединяет грибы с цельной, одноклетной базидией. Базидиоспоры прорастают в гаплоидную гифу. Долиповые септы покрыты колпачками (парентосомами), стенки которых имеют перфорации. Форма и размер холобазидий очень разнообразны. Наряду с широко распространенной булавовидной формой базидий (рис. 101, 1) имеются брюховидно расширенные урнобазидии, возникающие сбоку на несущей гифе плевробазидии. Возникает и большое разнообразие плодовых тел со слоем, несущим гимений, иногда на верхней поверхности, но обычно на нижней стороне плодового тела.

Как у широко распространенных порядков с фрагмобазидиями, так и в различных линиях развития холобазидиомицетов возникают одинаковые типы плодовых тел, как результат конвергенции, что наблюдалось в организации талломов в различных отделах водорослей. Внешняя форма плодового тела часто служит в качестве критерия для разграничения родов и семейств в пределах порядка.

В подклассе большое число известных крупных грибов (рис. 110, 111, 112). Мицелий почти всегда многолетний, зимующий в почве, у многих видов также в древесине, и может формировать на протяжении десятилетий ежегодно плодовые тела. Мицелий можно выращивать искусственно, но плодовые тела в культуре образуются редко. Поздним летом и осенью многие виды формируют разнообразные плодовые тела. Различают *гимениальные* и *гастроидные* плодовые тела. У гимениальных плодовых тел (рис. 110) гимений лежит свободно в виде слоя палисадной формы, состоящего из базидий и бесплодных клеток между ними – цистид (рис. 111В).

Цистиды играют защитную роль и придают упругость всему гимению. Поверхность плодового тела, несущего гимений, называют *гименофором*. У низших форм гименофор гладкий и расположен на верхней поверхности плодового тела. Высокоорганизованные формы имеют гименофор на нижней поверхности плодового тела в форме шипиков, складок, пласти-

нок и трубочек, на внутренней стороне которых располагается гимений. Этим достигается увеличение поверхности гимения и тем самым увеличение количества продуцируемых спор.

Плодовые тела очень разнообразны по форме, величине, консистенции и разнообразно окрашены. Здесь встречаются плодовые тела в форме корочек (рис. 110В), распростертых по субстрату с гимением на верхней поверхности. Другие плодовые тела коралловидные (рис. 110А), прямостоячие, растут на почве, оранжевые, желтые или снежно-белые. Многие имеют копытообразную форму (рис. 110Г) в диаметре до 50 см, растут на стволах деревьев. Огромно разнообразие форм с плодовым телом, состоящим из шляпки и ножки (рис. 110Б).

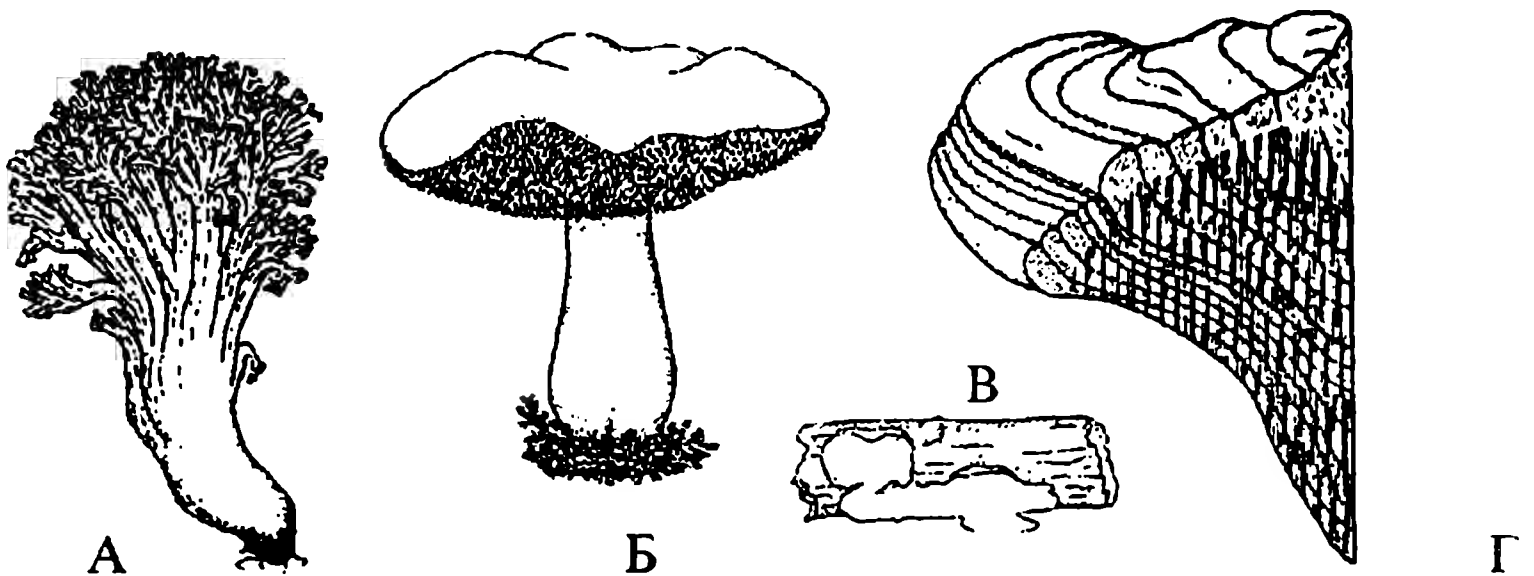


Рис. 110. Холобазидиомицеты.

Различные гимениальные плодовые тела.

А – *Romaria botrytis*. Б – *Hydnum repandum*. В – *Sterium birsutum*. Г – *Phellinus igniarius*, многолетнее плодовое тело с годичными зонами роста.

Гимениальные плодовые тела развиваются различным образом.

При **гименокарпном** типе развития плодового тела гимений или гименофор всегда лежат открыто на верхней поверхности.

При **гемиангиокарпном** типе развития (рис. 111А,Б) гимений вначале закрыт внутри еще молодого плодового тела. Благодаря растяжению ножки и поверхности шляпки, а также разрыву первоначального покрывала, гимений открывается. Часто его остатки сохраняются на зрелом плодовом теле как части общего покрывала (велума) или частного покрыва-

ла. Частное покрывало образует сплошное кольцо с краями шляпки и ножки, прикрывая молодой гименофор. Оно существует короткое время, затем разрывается и остается на ножке в виде кольца или как бахрома по краю шляпки. Частное покрывало заметно у видов рода шампиньон, масленок и др.

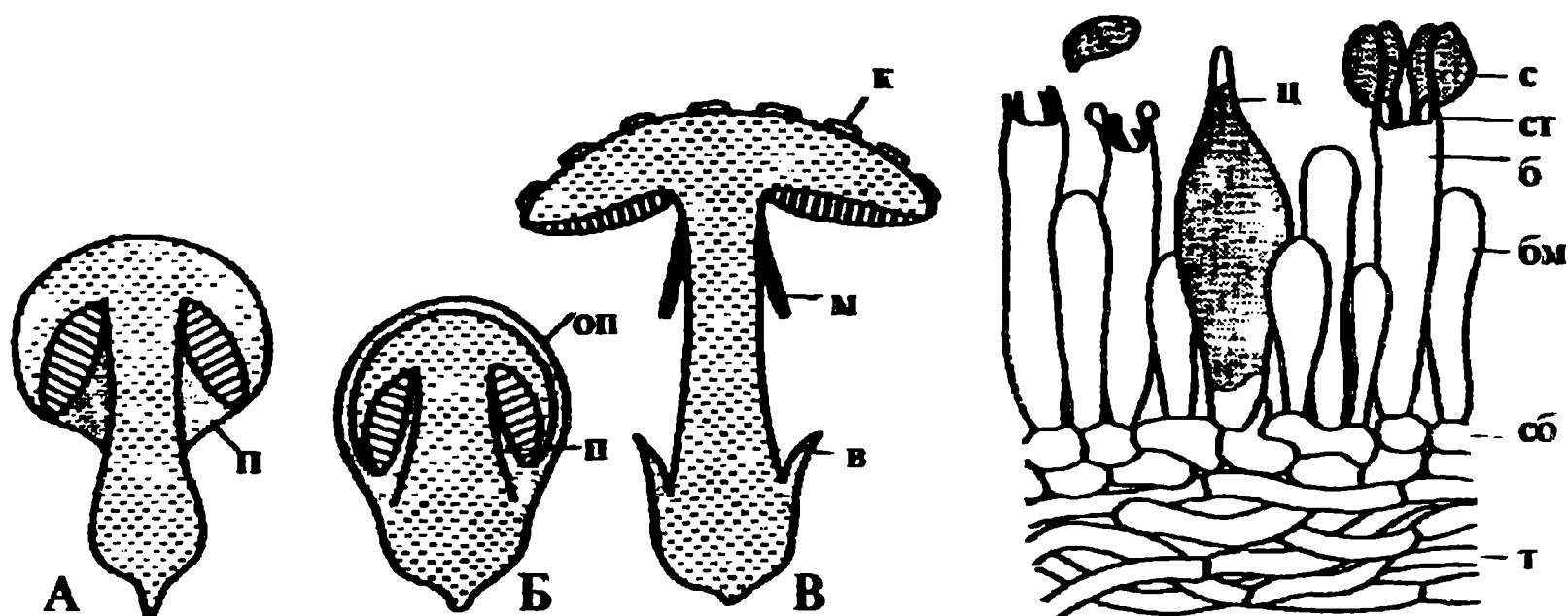


Рис. 111. Холобазидиомицеты. Порядок Агариковые.

А-Б – схематический разрез через плодовое тело. А – с частным покрывалом (п). Б – с общим (оп) и частным покрывалом (п). Слева в молодом, справа в зрелом состоянии; м – остаток частного покрывала в виде кольца, в – остатки общего покрывала (вольва) в основании ножки, к – остатки общего покрывала на шляпке. В – разрез через гимений; б – базидии, бм – молодая базидия, ст – стеригма, с – базидиоспора, сб – субгименальный слой, т – трама, ц – цистиды

Общее покрывало одевает все плодовое тело вместе с ножкой и шляпкой. Такое плодовое тело в молодости имеет вид белого яйца. Затем ножка вытягивается, вынося шляпку вверх. Покрывало разрывается и остается в виде чашевидного влагалища, или вольвы, у основания ножки и хлопьевидных чешуек на поверхности шляпки. Наиболее заметно это выражено у мухомора красного (*Amanita muscaria*). У него хорошо заметные белые чешуйки на поверхности шляпки и есть остатки общего покрывала. У вздутого основания ножки заметно влагалище с приросшими к ножке краями.

Псевдоангиокарпное развитие плодового тела сначала похоже на гимнокарпное, однако вовнутрь сгибаются края шляпки так, что ее гифы вместе с наружной поверхностью ножки защищают гимений.

Споры от базидий отбрасываются на короткое расстояние.

Расчеты показывают, что зрелое плодовое тело шампиньона до 10 см в диаметре имеет поверхность гимения до 1200 см², которая производит около 1,8 миллиарда базидиоспор. За час сбрасывается около 40 миллионов спор.

Плодовые тела в большинстве однолетние, но могут быть (у трутовиков) многолетними. Они состоят из дикариотических гиф. Среди гиф можно различать толстостенные скелетные гифы, ветвящиеся трофические гифы и тонкостенные “генеративные гифы”, формирующие базидии. Совокупность первых двух типов гиф образует *траму* плодового тела.

Гастроидные плодовые тела характерны для гастеромицетов или нутриевиков. Они отличаются тем, что базидии образуются внутри плодового тела (рис. 112). Гимений в них не разрушается или разрушается при созревании базидиоспор. Развитие плодового тела идет по ангиокарпному типу – гимений закрыт до полного созревания базидиоспор, реже по гемангиокарпному типу. Плодовые тела или замкнутые, с внутренней камерой или без нее, или, благодаря растяжению губчатой структуры (рецептакула), гимений вместе со споровой массой выходит из покрова плодового тела и оказывается на его поверхности (рис. 112А,Б).

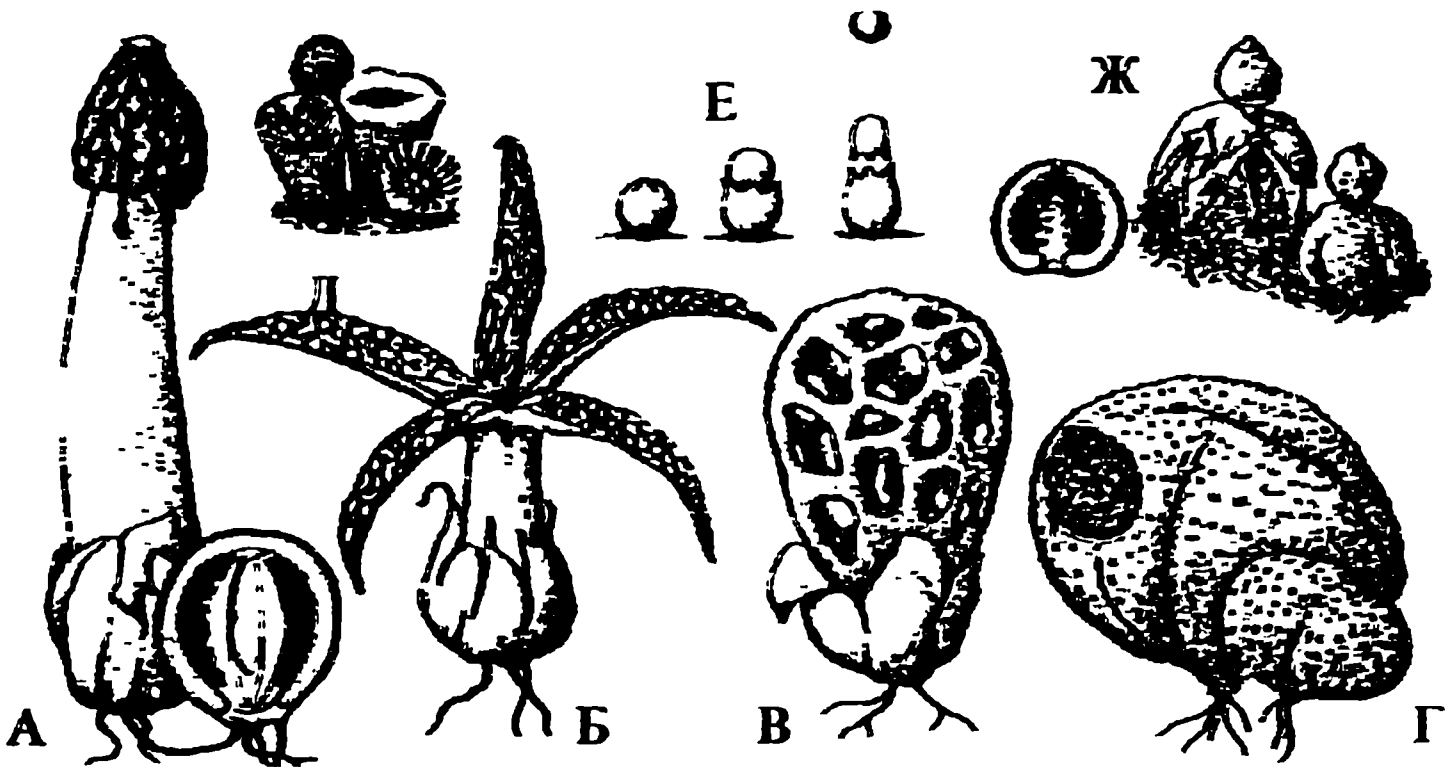


Рис. 112. Гастеромицеты.

А–Б – *Phallales*, Г – *Sclerodermatales*, Д–Е – *Nidulariales*, Ж – *Geastrales*. А – *Phallus impudicus*, зрелое плодовое тело с каплями глебы на шляпке и молодое плодовое тело в продольном разрезе. Б – *Anthurus archeri*. В – *Clathrus ruber*. Г – *Scleroderma aurantium*, со срезом глебы. Д – *Cyathus striatus*. Е – *Sphaerobolus stellatus*, справа разрыв эндоперидия. Ж – *Geastrum quadrifidum*.

Споры от базидий не отделяются. Их распространение происходит с помощью ветра, в специфических случаях с помощью насекомых и копытных животных.

Гимениальные и гастроидные плодовые тела составляют единый ряд через переходные формы.

Систематика Холобазидиомицетов. Новая система порядков высших базидиомицетов еще окончательно не завершена. Поэтому в данном пособии представлены только отдельные репрезентативные порядки. Разделение высших базидиомицетов на порядки по внешней форме плодового тела является искусственным, так как установленные группы (Гименомицеты и Гастеромицеты) не отображают естественные родственные связи между ними.

В новом систематическом разделении родственные связи выявляются на основе многих общих совпадающих признаков: микроскопической структуре строения гимения, расположения базидия и сплетением гиф в плодовом теле, химических признаков. При объединении от низших таксономических единиц к высшим (например, порядкам) важную роль играют связующие звенья, в которых отчасти признаки различных таксонов объединяются, отчасти они же являются переходными к другим таксонам. Текучесть границ между формами плодовых тел в подклассе холобазидиомицетов ведет к неудаче при построении системы порядков, основанной на форме плодового тела.

Группа порядков *Aphyllorphriidae* – Афиллофоровые. Грибы этого ряда были известны как “афиллофоровые” или “пориевые” в широком смысле. Это грибы с гимениальными плодовыми телами, которые, как правило, не образуют пластинчатого гименофора. Представители с гименофором, похожим на пластинчатый, в этом ряду являются переходными (например, рода *Trametes*, *Gloeophillum*) или не могут из-за особых признаков объединяться со шляпочными грибами (например, вешенка, лисичка). Большое число афиллофоровых сапрофиты, изредка паразиты или микообразователи. Ранее все указанные ниже порядки объединяли в группу Гименомицеты, за наличие плодового в теле гимения.

Порядок *Poriales* – Пориевые. В настоящее время это прови-

зорно выделяемый порядок, в котором объединены грибы с многолетними, гимнокарпными плодовыми телами. Гимений лежит открыто на плодовом теле, образуется каждый раз весной вновь, обеспечивает всегда новый прирост плодового тела. Тип рода пория (*Poria*) образует плоские, прижатые к субстрату плодовые тела в форме корки, на верхней поверхности расположен пористый гименофор. У видов рода кортицум (*Corticium*) плодовое тело в виде тонкой гладкой пленки, с гладким гименофором. На мертвой древесине растут виды рода стереум (*Stereum*) с вееровидными, реже корковыми плодовыми телами, гименофор гладкий и расположен на нижней поверхности плодового тела. Копытовидные плодовые тела с трубчатым гименофором на нижней поверхности характерен для видов рода кориолус (*Coriolus*). Поселяясь на валежнике и заготовленной древесине, он вызывает белую гниль.

Бурые, с толстой серой коркой, многолетние, копытовидные плодовые тела образует настоящий трутовик (*Fomes fomentarius*). Растет повсеместно на сухостое и валежнике различных деревьев, пнях, редко как паразит на живых деревьях осины, березы, ольхи и бука. Плодовые тела твердые, гименофор трубчатый, расположен на нижней поверхности плодового тела. Гименофор функционирует 1 год. Ежегодно, начиная с весны, прошлогодние трубочки закрываются слоем нового мицелия, на котором формируется новый гименофор. В результате ежегодного разрастания на поверхности шляпки образуются концентрические наплывы, по которым можно ориентировочно определить возраст плодового тела.

У видов рода траметес (*Trametes*) плодовые тела отстоят от субстрата. Гименофор имеет разнообразную форму от трубчатого до пластинчатовидного. Различные плодовые тела и гименофоры имеют виды внутри рода глеофиллум (*Gleohyllum*). Заборный гриб (*G. sepiarium*) распространен на пнях, валежнике, деревянных заборах и т.д. Паразитирует и на осине. Плодовые тела копытовидные с пластинчатым гименофором, в то время как у других видов можно встретить трубчатые гименофоры. Род шизофиллум, или щелелистник (*Schizophyllum*), имеет плодовые тела в форме шляпок, округлых или почковидных, которые прикрепляются к субстрату боко-

вой стороной. Гименофор пластинчатый, состоит из радиально расходящихся складок, пластин. Пластинки очень гигроскопичны. При сухой погоде края пластинок заворачиваются и закрывают гимений, а при влажной – выпрямляются и гимений стоит открытым. Еще недавно некоторые виды из этого рода относили к агариковым из-за внешнего сходства.

Порядок Hymenochaetales – Гименохетовые. Гифы и плодовые тела буроокрашенные. На гифах отсутствуют пряжки и гимений лежит ниже выступающих над ним острых цистид. Споры гладкостенные. Плодовые тела разнообразной формы: распростертые, сидячие, разделенные на шляпку и ножку. При разделении на рода принимают во внимание форму плодового тела. Гладкие, корковые плодовые тела, частично ограниченные от субстрата, образует род гименохета (*Hymenochaete*). Многолетние копытовидные плодовые тела характерны для рода феллинус (*Phellinus*). *Phellinus igniarius* живет как паразит, иногда на старых яблонях. На поперечном срезе можно обнаружить годовые приросты плодового тела (рис. 110Г). Феллинус сосновый (*Ph. pini*) паразитирует на сосне, вызывая стволую и корневую гниль, другие виды поражают ель. Многие виды рода феллинус живут как сапрофиты на древесине. В роде колтриция (*Coltricia*) плодовые тела некоторых видов разделены на шляпку и ножку. У родов этого порядка весьма разнообразна форма гименофора: гладкий, бугорчатый, лабиринтовидный, пластинчатый и трубчатый.

Порядок Thelephorales – Телефоровые. Они отличаются от двух предыдущих порядков своими шиповатыми, бугорчатыми, с пигментированными мембранами, бурыми или коричневыми спорами, которые расположены парами. Плодовые тела по форме разнообразны: корковые, с гладким или шиповатым гименофором (род томентелла – *Tomentella*); рогатиковидно-разветвленные; шляпковидные, с центральной ножкой и морщинистым или шиповатым гименофором: рода телефора (*Thelephora*) и саркадон (*Sarcodon*). Трубчатый гименофор встречается у рода болетопсис (*Boletopsis*). По способу питания все грибы этого порядка сапрофиты. Растут на гнилой древесине, пнях, валежнике и лесной подстилке.

Порядок Cantharellales – Лисичковые. Известнейший представитель порядка лисичка желтая (*Cantharellus cibarius*) является типичным представителем рода, семейства и порядка. В порядке 4 рода и около 1000 видов. Плодовые тела шляпковидные или трубковидные с гименофором из толстых, многократно друг с другом соединяющихся складок. Гимений с длинно вытянутыми стихобазидиями, у которых веретено деления диплоидного ядра лежит в продольной плоскости, а не в вертикальной как у других грибов. Стихобазидии характерны только для лисичковых. Окраска плодового тела обусловлена пигментом каротином, что для высших базидиомицетов явление редкое. Отдельные виды имеют почти гладкий гименофор. Рода рамария (*Ramaria*, рис. 110А) и рогатик (*Clavaria*) имеют коралловидные плодовые тела. Вся поверхность плодового тела, кроме ножки, покрыта гимением. Высота плодовых тел от нескольких миллиметров до 20 см. Наиболее распространен на лесной подстилке один из видов семейства рогатиковых рамария обыкновенная (*Ramaria euniorpha*). Гриб имеет желтое или желто-охряное плодовое тело высотой 5–8 см, сильно разветвленное. Растет по сосновым лесам, образуя “ведьмины кольца” Это малоизвестный съедобный гриб. Некоторые виды рода тифула (*Typhula*) являются паразитами культурных и дикорастущих растений, особенно различных видов клевера.

Порядок Polyporales – Полипоровые. Гименофор однослойный, тонкотрубчатый или радиально-ячеистый, иногда пластинчатый, срастается с плодовым телом. Споры беловато-гиалиновые, тонко- и гладкостенные. Плодовые тела копыто-видные, но часто с зачаточной или хорошо развитой ножкой. Полипоровые грибы развиваются на древесине, вызывая белую и бурую гниль. В составе рода полипорус (*Polyporus*) входят виды, плодовые тела которых имеют боковую, центральную и эксцентрическую ножку. Гименофор трубчатый, ячеистый, не отделяется от плектенхимы плодового тела. Пластинчатый гименофор встречается у видов рода вешенка (*Pleurotus*).

Плодовые тела у видов рода полипорус и вешенка возникают из монокарпического мицелия, и в этом случае плодовые тела гаплоидные. Род пиптопорус (*Piptoporus*) включает

виды с однолетними плодовыми телами, имеющими суженное ножковидное образование. Виды этого рода специализируются на одном или немногих видах деревьев – березе, осине, вязе и т.д. Широко распространен пиптопус березовый (*P. betulinus*), живущий на отмерших стволах березы. Плодовые тела появляются в конце лета до 10–12 см в диаметре. Род вешенка культивируется на деревьях, преимущественно на осине.

Порядок Agaricales – Агариковые. Рода этого порядка имеют мяскомясистые, короткоживущие плодовые тела со шляпкой и центральной ножкой. Гименофор пластинчатый.

Согласно новой концепции в ряду агариковых с учетом родственных связей выделяют три порядка: Агариковые (Agaricales), Сыроежковые (Russulales) и Болетусовые (Boletales).

В данном случае порядки понимаются в узком смысле. Они провизорно ограничены от аналогичной части порядка пориевых (*Poriales*). Их окончательный объем (в Средней Европе около 2000 видов) будет соизмеряться в соответствии с признаками типового рода шампиньон (*Agaricus*). У многих представителей этой группы гименофор образуется внутри кольцевой полости, но лежит в ней открыто. Наряду с гименокарпным развитием плодового тела, встречается псевдоангиокарпное и гимиангиокарпное развитие плодовых тел. Плодовые тела короткоживущие и могут разлагаться в течение нескольких часов после их развития (например, навозник – *Coprinus*). Развитие гименофора происходит сразу с нижней стороны плодового тела. Гименофор имеет листовидную форму, радиальный, с перпендикулярными пластинками. Пластинки гименофора могут быть свободными, не дорастающими до ножки, или различным способом прикрепляются к ней. Внешняя поверхность пластики покрыта гимением, состоящим из базидий и цистид (рис. 111В). Основу пластики составляет трама – совокупность гиф в центре пластики. Внешний слой трамы состоит из булавовидных клеток, формирующих субгимениальный слой, на поверхности которого развивается гимений. Он состоит большей частью из базидий различного возраста и различных цистид (рис. 111В). Веретено деления ядра лежит поперек продольной оси базидии. Такой тип базидий называют хиастобазидиями.

К этому порядку принадлежат как ценные съедобные грибы, так и опасные ядовитые грибы. В больших масштабах культивируется во многих странах мира съедобный гриб шампиньон двуспоровый (*Agaricus bisporus*). Базидия содержит только две споры, каждая с ядром + или . Половой процесс здесь в противоположность другим агариковым, для начала нового жизненного цикла не нужен и разведение шампиньонов осуществляют исключительно дикариотическим мицелием.

В настоящее время описано более 60 видов шампиньонов. По приуроченности к субстрату выделяют 4 экологических группы: растущие только в лесах на богатой почве (*A. sylvaticus*); гумусовые сапрофиты, живущие на лугах (*A. campestris*); почвенные сапрофиты, живущие на субстратах, лишенных травяного покрова (*A. bisporus*, *A. bitorquis*); растущие на лугах и в лесу гумусовые сапрофиты (*A. arvensis*, *A. comtulus*).

Род шампиньон экономически очень важен. Грибная индустрия по выращиванию шампиньонов развита во многих странах мира. Плодовые тела культивируемого двуспорового шампиньона и шампиньона полевого обладают наибольшим процентом усвояемого человеческим организмом белка (всего белка содержится в грибе 39-45%). По этому показателю они равны белому грибу, но превосходят все остальные съедобные грибы.

Шампиньон полевой (*A. campestris*) является постоянным спутником человека. Он поселяется в скверах, садах, на газонах, свалках, мусорных кучах, около животноводческих ферм. Только два вида ядовиты (*A. meleagris* и *A. xanthoderma*), первый из них встречается в степной и лесостепной зоне России.

Описаны и очень ядовитые виды грибов (отравление наступает через 48 часов после съедания) из рода амонита (*Amonita*), особенно бледная, или зеленая, и белая поганки (*A. phalloides*, *A. virosa*). Бледная, или зеленая, поганка – самый ядовитый гриб. Гриб содержит циклопепсиды (аманитин, фаллоидин, фаллоин и др.). Отравление бледной поганкой заканчивается смертельным исходом. Бледная поганка имеет шляпку разных оттенков зеленого цвета. Ножка белая, расширенная в основании с остатком общего покрывала в форме чаши. Гименофор из белых пластин, у шампиньонов они розовые. Ме-

нее ядовиты мухомор пантерный (*A. pantherina*) и мухомор красный (*A. muscari*).

Среди рода амонита есть и съедобные грибы. Например, цезарский гриб (*A. caesaria*), распространенный на всех континентах кроме Австралии.

Порядок Russulales – Сыроежковые. В порядок объединены два крупных рода сыроежка (*Russula*) и млечник (*Lactarius*), родство которых, несмотря на некоторые различия форм плодовых тел, проявляется в сходстве амилоидного орнамента спор, а также в сходстве гнезд шаровидных клеток между вытянутыми гифами и через терпиноиды, выделяемые экскреторными органами (млечные гифы, голубые цистиды с ванилинсерной кислотой). Род сыроежка с их хрупкими, тонкими пластинками имеет красящие пигменты – азотосодержащие, воднорастворимые руссоптеридины. Млечные грибы выделяют при повреждении млечный сок различного цвета. Млечные грибы растут в симбиозе с отдельными видами деревьев. Например, с березой и сосной – черный груздь (*Lactarius necatrum*) и волнушка розовая (*L. torminosus*), с сосной – рыжик (*L. deliciosus*) и горькушка (*L. rufus*).

Порядок Boletales – Болетусовые или Болетовые. В этот порядок объединены грибы не только с трубчатым гименофором и плодовыми телами, состоящими из шляпки и ножки, но и, конечно как переходные формы, грибы с пластинчатыми и корковыми плодовыми телами, на основе следующих признаков: пигментированные, часто веретеновидные споры; билатеральные, около гимения расходящиеся гифы, формирующие траму гименофора; пигменты типа дериватов пульвинокислот. Эти пигменты функционируют в присутствии оксидаз, которые часто перекрашивают плодовое тело в голубой цвет.

Эволюция внутри порядка берет свое начало предположительно от форм грибов, живущих на древесине с корковидными, прилегающими к субстрату плодовыми телами и гладким (конифора – *Coniophora*) или уже морщинисто-складчатым (домовой гриб или серпула – *Serpula*) гименофором на верхней поверхности плодового тела. Домовой гриб образует мягкомясистые до 1 м², быстро растущие плодовые тела. Следую-

щий эволюционный уровень представлен чаще всего еще формами, живущими на древесине, еще без ножки, от раковинной формы до форм со шляпкой и ножкой, с трубчатым или пластинчатым гименофором. Внутри отдельных родов уже произошло усиление специализации в способе питания: свинушка толстая (*Paxillus atrotomentosus*) растет на древесине; свинушка тонкая (*P. involutus*) – на почве и различных видах деревьев; свинушка нитчатая (*P. filamentosus*) образует микоризу только с ольхой. Следующий эволюционный уровень – облигатные микотрофные шляпочные грибы с пластинчатым и трубчатым или промежуточного строения гименофорами. Например, у рода филлопор (*Phylloporus*) гименофор промежуточный, между трубчатым и пластинчатым, благодаря поперечным перегородкам между многочисленными пластинками возникают камеры в форме трубок. Род гомфидиус или мокруха (*Gomphidius*) имеет даже ярко выраженный пластинчатый гименофор, а также микроскопические и химические признаки трубчатого.

Представители порядка болетусовых отличаются от ранее рассмотренных групп холобазидиомицетов тоже с трубчатым гименофором (например, Пориевые с Полипориевыми, Телефоровые с родом болетопсис, Гименохетовые с родом колтриция) по ряду признаков: плодовые тела короткоживущие, не только однолетние, но и эфемерные, растущие несколько суток, мясистые; гименофор не срастается со шляпкой и легко отделяется от нее. Отличаются они пигментами и другими признаками. Многие из них приспособились жить в сухом климате.

Есть, наконец, понимание того, что на ранних этапах развития гимнокарпного тела происходил переход к микотрофии и далее к специализированному способу питания.

Среди болетусовых много съедобных грибов. Род подберезовик или обабок (*Leccinum*) объединяет 25 видов. Наиболее часто встречается подберезовик обыкновенный (*Leccinum scabrum*). Род болет (*Boletus*) объединяет до 50 видов. Один из самых распространенных – белый гриб (*Boletus edulis*). Широко распространены виды родов моховик (*Xerocomus*) и масленок (*Suillus*) и др.

Группа порядков Gasteromycetidae – Гастеромицеты. В этом ряду порядков грибы имеют замкнутые, по крайней мере в молодом состоянии, гастроидные, ангиокарпные плодовые тела. Покровы плодового тела после созревания базидиоспор разрушаются или вскрываются характерным способом. Базидиоспоры не только формируются на одноклетных базидиях, но и не отделяются от них до разрушения перидия. Внутренняя часть плодового тела называется *глебой*. Глеба состоит из многократно ветвящихся гиф. Вначале она белая, однородная, но по мере развития плодового тела в ней различным способом образуются камеры различной формы (рис. 112), на поверхности которых располагается гимений. Плодовые тела в отдельных родственных группах открываются различным способом.

Порядок Lycoperdales – Дождевики. Представители этого порядка известны под именем дождевики. Шаровидные или булавовидные гастроидные плодовые тела на ранней стадии развития живут подземно, а затем выходят на поверхность почвы. Плодовое тело покрыто в большинстве двойной оболочкой: эндо- и экзоперидием. Экзоперидий жесткий, расположен на эндоперидии группами в виде шипов, бородавочек или чешуек. Эндоперидий открывается часто верхушечным отверстием (порусом). Внутри плодового тела глеба разделяется на коралловидные камеры, причем эти камеры расположены по периферии глебы, а в центре остается бесплодный столбик. Камеры выстланы гимением. Он состоит из коротких, неправильной формы базидий с длинными стеригмами и шаровидными спорами. При созревании базидий бесплодные участки глебы разрушаются. Из них возникают нити (капиллиций), которые разрыхляют массу опадающих базидиоспор. При полном созревании базидиоспор эндоперидий разрывается или открывается отверстием и плодовое тело “пылит” при малейшем сотрясении, т.е. из него высыпаются базидиоспоры.

Часто в лесах встречается дождевик шиповатый (*Lysoperdon perlatum*), с белыми шаровидными или грушевидными плодовыми телами. При созревании спор перидий разрушается на верхушке и бурая споровая масса рассеивается в виде мелких бурых облачков. У лангермании гигантской (*Langerman-*

nia gigantea) плодовое тело может достигать до 50 см в диаметре. Глеба дает до 7,5 биллионов спор. Из гриба выделено антибиотическое вещество калвадин. Оно активно против различных опухолей. Некоторые рода, например калвария (*Calvaria*), имеют в плодовом теле “ложную ножку”, заполненную субглебой – не спороносной массой гиф.

Порядок Sclerodermales – Склеродермовые или Ложнодождевиковые. В этот порядок объединены рода склеродерма или ложнодождевик (*Scleroderma*) и бовиста (*Bovista*). Бовиста род космополитный, содержит 8 видов, растущих на открытых местах, реже в лесах. Виды рода склеродерма растут в лесах, по опушкам, на лугах. Перидий однослойный, плотный, кожистый. Глеба сначала желто-белая, затем фиолетово-черная, в зрелости оливково-серая с белыми прожилками, т.е. имеет мраморный рисунок как у трюфелей.

Порядок Geastrales – Гестриевые или Звездовковые. Плодовые тела этих грибов имеют характерную форму (рис. 112Ж): части экзоперидия образуют звездчатое основание из 4-12 или 4-8 неравных остроконечных лопастей, которые отгибаются вниз. При этом глеба, одетая эндоперидием, поднимается вверх как бы на ножке. Эндоперидий тонкий и часто имеет собственную небольшую ножку. Гифы с пряжками, в отличие от дождевиковых. Базидии овальные, набухающие. Базидиспор 4, но часто больше, расположены на коротких стеригмах. Представители порядка типичные лесные жители, приуроченные к песчаной, глинистой или известковой почве.

Порядок Nidulariales – Нидуляревые или Гнездовковые. У представителей этого порядка плодовые тела похожи на птичьи гнезда с лежащими в них яйцами, отсюда и название порядка (рис. 112Д,Е). Они встречаются довольно часто на гнилой древесине. Их плодовые тела имеют вид маленьких (1-1,5 см) чашечек или бокальчиков, в которых лежат округлые тельца *перидиолы*, содержащие спороносную глебу, окруженную оболочкой. Род циатус или бокальчик (*Cyathus*) имеет колокольчатое плодовое тело с трехслойным перидием. Перидиолы серебристо-коричневые. Мелкие шаровидные плодовые тела имеют грибы рода сфероболус (*Sphaerobolus*), растущие

на гнилушках. Перидий многослойный, быстро разрушающийся. В плодовом теле образуется одна перидиола. У сфероболуса звездчатого (*S. stellatus*, рис. 112Е) перидий разрывается звездчато от вершины к основанию на 5–8 лопастей и быстро выворачивается наизнанку, вследствие чего перидиола получает толчок и отбрасывается на расстояние до 1 м.

Порядок Phallales – Фалловые или Веселковые. Плодовые тела у представителей этого порядка на ранних стадиях развития покрыты кожистым покровом, позднее разрывающимся. Его можно сравнить с универсальным покрывалом (вольвой) у агариковых грибов. Для грибов этого порядка характерен одношляпковый тип развития спороносной глебы – первая камера формируется в виде кольцевой впадины. Эта впадина затем трансформируется в первичную глебу и вершину столбика. Пластинки трамы растут, ветвятся, образуя анастомозы и на этом участке глебы формируются камеры, покрытые гимением. В зрелых плодовых телах глеба слизистая, кашицевидная. Гимений состоит из базидий, образующих правильный палисадный слой. Столбик сформирован бесплодной плектенхимой и из нее развивается рецептакул – плодonoсец, который и выносит глебу на высоту над поверхностью почвы до 30 см, что обеспечивает их лучшее распространение. Ячеистая глеба имеет вид колпачка или шляпки. От нее исходит запах тухлого мяса, что привлекает насекомых, которые разносят споры. У тропических видов бесплодная плектенхима (рецептакул) имеет разнообразное строение и окраску, придавая грибам удивительную форму, формирует так называемые грибы-цветки (рис. 112Б,В).

Известный гриб наших лесов веселка обыкновенная (*Phallus impudicus*) имеет внешнее сходство со сморчком, но совершенно иное развитие и структуру. На ранней стадии развития плодовое тело имеет вид белого яйца 5–6 см в диаметре. Внешний вид оболочки перепончатый, внутренний – студенистый. Молодое плодовое тело называют “колдуново яйцо” или “чертово яйцо”. Внутри оболочки дифференцируется бесплодная ткань – рецептакул – в виде столбика, а на вершине его в виде колпачка обособляется спороносная глеба. При созревании

рецептакул за несколько часов вырастает в длину до 30 см, разрывая оболочку плодового тела и вынося на поверхность черно-зеленую глебу. Глеба растекается в слизистую массу, содержащую базидиоспоры. Запах слизи привлекает насекомых, разносящих споры грибов. Род диктиофора или сетконоска (*Dictyophora*) распространен в основном в тропиках, развивается между шляпкой и ножкой диктиофор (сетчатый покров), спускающийся в виде ажурного конуса или "юбочки" почти до основания рецептакула. Клатрус красный (*Clathrus ruber*), или сетчатый гриб (рис. 112В), и ангурус (*Anthurus*), или каракатица (рис. 111Б), имеют сходный цикл развития, с различием только в том, что красноокрашенные рецептакулы решетчатовидной формы.

Использование грибов. Многочисленные виды высших базидиомицетов собираются как съедобные грибы. Отдельные виды (шампиньон двуспоровый и др.) культивируются. Мировая продукция, получаемая при культивировании шампиньонов, достигла в 1974 году 670 000 т. Наряду с культивированием шампиньонов для пищевых целей, особенно в Восточной Азии, выращивают и различные другие базидиомицеты. Продолжаются исследования по поиску пригодных для культивирования грибов. Многие высокоценные виды производить в культуре с плодовыми телами не удастся. При культивировании грибов наряду с получением их как приправы и для питания человека и животных, важным моментом является и использование их для переработки целлюлозо- и лигнинсодержащих материалов (соломы, навоза и т.д.). На отмершей древесине осины культивируют вешенку. Древесину, пораженную мицелием грибов, используют для различных целей. Например, древесину кедра в производстве карандашей.

Отдельные грибы ядовиты. Известно около 150 видов высших холобазидиомицетов (среди аскомицетов только 10 видов) как ядовитых грибов. Из них, правда, очень ядовиты небольшое число. Старые плодовые тела съедобных грибов также образуют ядовитые вещества. Рода амонита (*Amonita*) и псилоцибе (*Psilocybe*) содержат галлюциногенные вещества, которые используются для лечения психических заболеваний.

В Америке, например, они используются при религиозных обрядах. Различные рода используют для получения антибиотиков. С начала каменного века до середины прошлого столетия плодовые тела трутовика настоящего (*Fomes fomentarius*) служили для зажигания огня.

Обзор класса базидиомицетов. Родственные отношения между аскомицетами и базидиомицетами подтверждаются через гомологию. Как у аскомицетов, так и у базидиомицетов при половом размножении между плазмогамией и кариогамией проходит характерная дикариотическая фаза. Эта стадия начинается непосредственно после плазмогамии, при этом мицелий содержит генетически различные ядра. На дикариотическом мицелии многих базидиомицетов возникают пряжки, которые гомологичны крючкам у аскомицетов. Иногда даже аскомицеты образуют пряжки. Незначительное различие между крючком и пряжкой состоит в том, что первый занимает верхушечное положение, а пряжка – боковое. Кроме того, у аскомицетов положение крючка часто ограничивается верхушечной клеткой на аскогенной гифе.

Между плодовыми телами базидиомицетов и аскомицетов нельзя проводить гомологии. У базидиомицетов они состоят только из дикариотических гиф. У аскомицетов – из гаплоидных и дикариотических аскогенных гиф. В то время как у аскомицетов эти гифы в плодовом теле всегда возникают заново и их появление связано с половым процессом, образование плодового тела базидиомицетов оторвано от соматогамии (слияния первичных мицелиев). Однажды возникший дикариотический мицелий базидиомицетов, в зависимости от внешних условий, снова и снова образует плодовое тело. У аскомицетов дикариотическая фаза с ограниченным числом клеток. Гаплоидные гифы определяют здесь цикл развития и питают дикариотические гифы. Вместе с тем, у тафриномицетов, которые близко стоят к базидиомицетам, дикариотические гифы независимы от гаплоидных и физиологически самостоятельны по способу питания. У базидиомицетов продолжительная дикариофаза как самостоятельный отрезок всего жизненного цикла.

В качестве исходной группы класса базидиомицетов при-

нимают ржавчинные грибы (*Uredinales*), у которых обеспечивается доминирование дикариотической фазы благодаря размножению с помощью многих видов спор. Высшие базидиомицеты имеют многолетний дикариотический мицелий, который может размножаться вегетативно с помощью оидий, фрагментами гиф и т.д. Если в эволюции аскомицетов начинается уже определенное упрощение полового процесса, то у базидиомицетов этот процесс достигает высшей точки. Половых органов нет, их заменяет соматогамия. Образование плодового тела на дикариотическом мицелии можно воспринимать как повторное ограничение сексуальности.

Класс *Fungi imperfecti* (Deutromycetes) – Несовершенные грибы, или Дейтеромицеты

Один из крупных классов грибов, объединяющий 17 000 видов. Этот класс включает грибы с септированными (простые септы) гаплоидными мицелиями. Весь жизненный цикл проходит в гаплоидной стадии, без смены ядерных фаз. Размножаются только бесполом путем конидиями, а половые стадии (телеоморфы, или главные формы) у них отсутствуют.

Это гетерогенная группа грибов, рода и виды которой связаны своим происхождением с различными группами аскомицетов и базидиомицетов. Часто к дейтеромицетам относят анаморфы представителей двух названных классов. Существует два разных подхода к пониманию положения дейтеромицетов. Согласно первому из них – дейтеромицеты искусственная и временная группа грибов, что со временем будет найдено и телеоморфы у всех дейтеромицетов. Однако поиски и эксперименты пока безуспешны.

В настоящее время среди микологов все больше сторонников приобретает взгляд на дейтеромицеты как самостоятельную, новую прогрессивную эволюционную ветвь грибов, находящуюся в процессе становления. Поскольку в ходе эволюции анаморфы и телеоморфы развивались разными темпами, относительно неравномерно и независимо, наблюдается тенденция к утрате телеоморф и увеличению роли анаморфы в сохранении вида. Подчеркивая эту особенность дейтероми-

цетов, их называют формальным классом грибов. Род дейтеромицетов не соответствует истинному роду (группе близкородственных видов). В отличие от естественных родов – это формальный род.

Большое число дейтеромицетов принадлежит к аскомицетам и только немногие к базидиомицетам. Критериями для опознания вида являются: гифы и тип септы, химизм и ультраструктура клеточной стенки и соответствие анаморф.

У большинства дейтеромицетов размножение происходит с помощью конидий, лишь у немногих их нет. Конидии возникают на конидиеносцах, которые ветвятся различным образом и образуют агрегации. Простейшей формой агрегаций являются коремии. В коремиях многочисленные конидиеносцы развиваются тесным пучком. В результате возникает компактная колонка, на вершине которой, на веточках конидиеносцев, синхронно развиваются конидии (рис. 113, 4). Конидиеносцы могут сформировать слой на поверхности выпуклого сплетения гиф или стромы в форме подушечки (рис. 113, 3). Этот тип конидиального спороношения называют спородохиями. Ложа по характеру объединения конидиеносцев напоминают спородохии, но конидиеносцы образуют тесный слой не на выпуклом, а на плоском или слабовогнутом сплетении

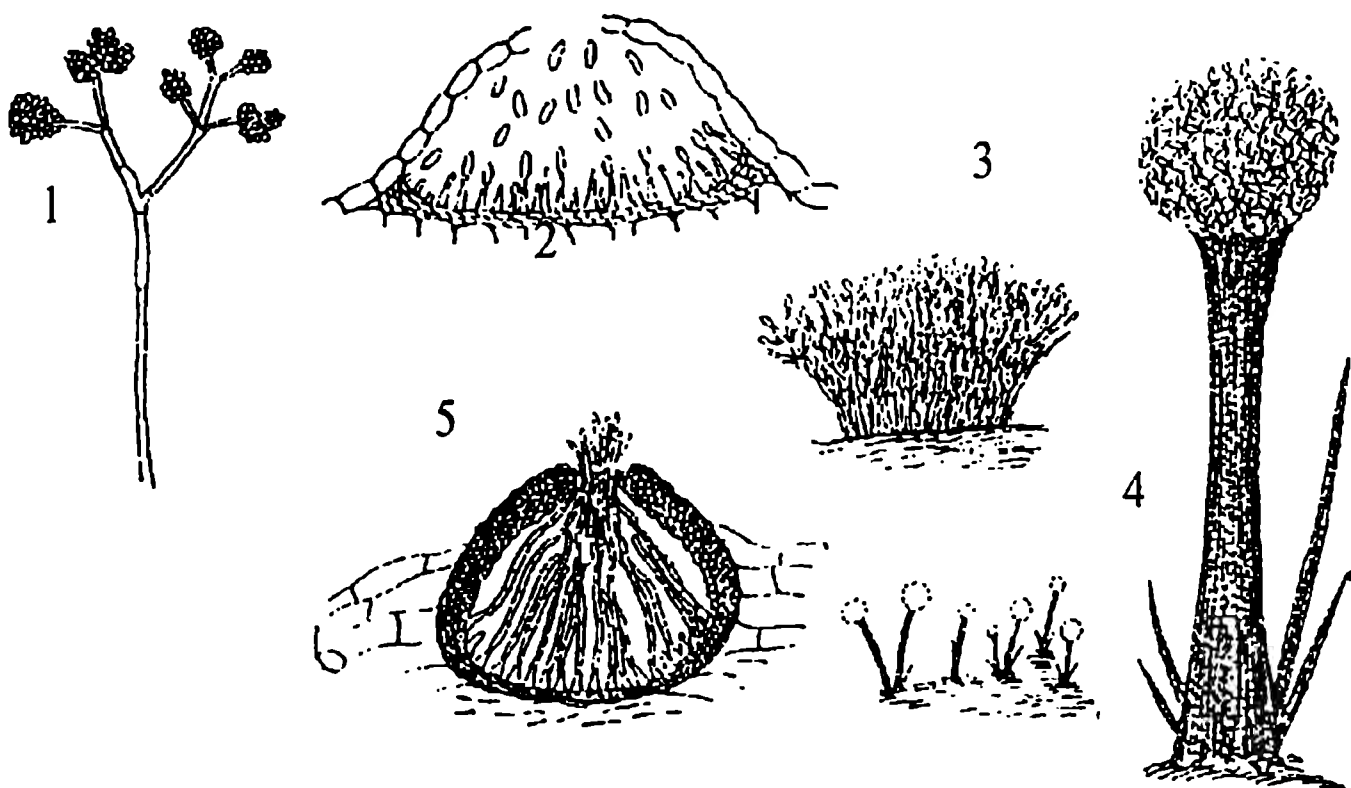


Рис. 113. Типы агрегации конидиеносцев дейтеромицетов.

1 – одиночные конидиеноцы, 2 – ложе, 3 – спородохий, 4 – коремии, 5 – пикнида.

гиф (рис. 113, 3). Наиболее сложные конидиальные структуры – пикниды. Они имеют кувшиновидную или шаровидную форму, одеты оболочкой и на вершине имеют узкое отверстие (рис. 113, 5). Внутри пикниды образуются плотным слоем конидиеносцы, на которых формируются конидии. Они выходят через отверстие наружу, часто в массе слизи.

Система дейтеромицетов пока еще полностью не разработана. Широко используют для разделения дейтеромицетов строение конидиального аппарата. Эта искусственная система была разработана в 1880 году П. Саккардо. Ниже дается его система с изменениями.

Порядок Sphaeropsidales – Сферопсидные. Конидии возникают в пикнидах. В зрелой пикниде споры погружены в слизь. Среди сферпсидных можно встретить анаморфы сумчатых грибов. Сферопсидные живут как сапрофиты и паразиты. Многие виды вызывают болезни растений. Иногда под влиянием этих грибов развиваются “ведьмины метлы” (неправильное ветвление боковых побегов) и махровость цветков.

Порядок Melanconiales – Меланкониевые. Конидии возникают на агрегации конидиеносцев, называемых ложами. Многие рода представлены только сапрофитами, но есть и большое число родов, виды которых являются возбудителями опасных болезней культурных растений. Они вызывают заболевание, называемое антракнозом. Поражаются надземные органы. Места поражений в виде язв и на их поверхности образуется обильное спороношение гриба.

Порядок Hyphomycetales – Гифомицеты. В порядок объединены грибы с одиночными конидиеносцами или собранными в коремии и спородохии. Например, виды родов аспергилл и пеницилл. Большое значение имеют анаморфы видов пеницилла, синтезирующие антибиотики. Представителей другого рода гифомицетов – виды аспергилла используют для получения органических кислот и ферментов.

Многие рода гифомицетов – паразиты растений. Чаще всего образуют на листьях, стеблях и других органах некрозы – пятнистость различного рода. Отдельные виды вызывают сосудистые заболевания у растений, приводящие к их увяданию

и засыханию. Эта болезнь известна как вилт у злаков. Среди гифомицетов много водных форм. Они развиваются на растительных остатках, погруженных в воду. Эти грибы используют как индикаторы для оценки качества воды.

Известны также хищные гифомицеты, у которых мицелий развивается на растительных остатках в почве, но питание получает из тканей пойманной жертвы.

Порядок Blastomycetales – Бластомицеты, или Несовершенные дрожжи. Порядок объединяет дрожжевидные грибы, у которых половой процесс неизвестен. Описано около 20 родов несовершенных дрожжей, объединенных в 2 семейства.

Распространение и экология грибов

Грибы насчитывают до 100000 видов (*Oomycota* 500, *Eumycota* около 90 000 видов). Живут как гетеротрофы, в отличие от водорослей, прежде всего на суше. Тем не менее, около 2% грибов живет в воде и размножаются с помощью зооспор (*Oomycetes*, *Chytridiomycetes*). Встречаются и вторичные водные формы среди аскомицетов и несовершенных грибов. Водные грибы живут в основном в пресной воде, но недавно установлено небольшое число морских видов аскомицетов и единичные виды базидиомицетов.

В ископаемом состоянии грибы очень плохо сохраняются. Древнейшие грибы хитридиомицеты сохранились фрагментарно в покровах морских животных. Они хорошо представлены в кембрии. В девоне обнаружены грибы с септированными гифами на остатках сухопутных растений. В карбоне на папоротниках уже паразитировали ржавчинные грибы (и, вероятно, аскомицеты); с древесными видами грибы формировали микоризу. Хорошо сохранились мицелии с пряжками, что свидетельствует о широком распространении высших базидиомицетов в этом периоде.

Грибы питаются как *сапрофиты*, *паразиты* или *пертофиты*, т.е. гриб быстро убивает организм, на котором паразитирует, после чего живет как сапрофит на его отмерших остатках. Большое число видов грибов живут как симбионты, образуя микоризу с высшими растениями, или же с водоросля-

ми образуют лишайники. Часто заселяют особые субстраты, например, поселяются на насекомых, мхах, других грибах и т.д., при этом часто только на определенных видах.

Грибы могут разрушать различные органические субстраты и поражать живые организмы. Этим они могут причинять значительный ущерб. Некоторые виды эуроциевых (например, *Amorphotheca resinae*) специализируются на машинном масле, бензине и дегте. Вызывают повреждение пластмасс и коррозию алюминия. Грибы являются разрушителями древесины, вызывают заболевания человека, животных и растений. Грибы имеют и много полезных качеств, используемых человеком. Это дрожжевые грибы; грибы продуцирующие антибиотики; стимулирующие рост деревьев благодаря микоризе.

Из большого количества приспособлений к различным условиям среды выделим лишь несколько экологических групп грибов.

Грибы-разрушители древесины. В природе древесину отмерших деревьев и построек разрушают преимущественно грибы, являясь редуцентами. Значение бактерий и животных в разрушении не столь существенно. Новые исследования показали, что бактерии не являются активными разрушителями древесины. Среди грибов, участвующих в разрушении древесины, на первом месте стоят базидиомицеты с гимениальными плодовыми телами (например, виды порядков Пориевых, Гименохетовых, Полипоровых, Агариковых), отчасти аскомицеты и Несовершенные грибы. Отдельные из этих разрушителей являются паразитами живых деревьев, например феллинус сосновый (*Phellinus pini*) и корневая губка (*Heterobasidion annosum*) вызывают гниль древесины сосны и ели и массовое отмирание деревьев. *Phellinus ignaricus* паразитирует на яблонях, дубе и каштане; *Fomes fomentarius* – трутовик настоящий поражает березу и осину, бук. Многие виды живут как сапрофиты на только отмершей древесине (например, виды родов *Coriolus*, *Trametes*, *Gloeophyllum*). Опасным паразитом, вызывающим белую гниль древесины, является опенок осенний (*Armillaria mellea*). Грибница его в виде темно-коричневых шнуров (ризоморф) проникает через кору дерева и поражает камбиальные клетки. Опенок губит старое дерево за 10 лет, а мо-

лодое за 1–3 года. Вместе с тем опенок живет и как сапрофит на пнях, валежнике и на почве. Внутри паразитических родов происходит специализация к отдельным видам деревьев (например, *Phellinus bartigii* на ели, а *Phellinus robustus* на дубе). Отдельные виды разрушают деревянные строения, построенные из сырой древесины. Это прежде всего домовый гриб (*Serpula lacrymans*). Грибы, разрушающие древесину, вызывают бурую и белую плесени. В первом случае гриб разрушает главным образом целлюлозу, так что лигнинная часть остается, т.е. лигнин древесины гриб не использует. Такая древесина бурого цвета, поперек растрескивается и распадается на мелкие кубики. Возбудителями этого вида гнили является конифора и домовый гриб. Возбудители белой гнили (например, виды рода феллинус) разрушают лигнин и целлюлозу, при этом они, в противоположность бурой плесени, выделяют в субстрат фенолоксидазу. Вследствие этого мертвая древесина бледнеет, становится белой и продолговато-волокнистой. Некоторые виды древесины устойчивы к разрушению из-за накопления ядовитых веществ, прежде всего в ядровой древесине. В настоящее время известен и третий тип гнили древесины, вызываемый грибами с мелкими плодовыми телами. Гифы этих грибов разрушают стенки сосудов и трахеид, т.е. древесные волокна.

Все три типа плесеней наносят большой вред. Голубую плесень древесины сосны вызывают виды рода цератоцистис (*Ceratocystis*), но они не разрушают древесину, а повреждают клетки древесной паренхимы. Отдельные древесные грибы вызывают биолюминесцентное свечение, например опенок. Темной ночью можно наблюдать на пнях пятна белого цвета – это светятся верхушки ризоморф. У живущего на старых оливковых деревьях *Omphalotus olearius* светится плодовое тело. Физиологически с разрушителями древесины сходны грибы-разрушители подстилки (листьев, хвои) на лесной почве, хотя в ее разрушении участвуют и бактерии, особенно велика роль грибов, которые составляют существенную долю в образовании гумуса.

Грибы-симбионты. Некоторые грибы играют ключевую роль в минеральном питании высших растений. Между грибом и корнем высшего растения возникает тесный взаимовы-

годный симбиоз, называемый микоризой (грибокорень). Различают облигатные и факультативные микотрофные растения. Все древесные и кустарниковые растения умеренных широт, прежде всего семейства сосновые, буковые, березовые, ивовые, образуют эктотрофную микоризу. При эктомикоризе грибы окружают корни, но не проникают в живые клетки. Корневые волоски отсутствуют, их функцию, вероятно, выполняют гифы гриба. Мицелий играет важную роль в переносе органического азота. Эктотрофную микоризу образуют грибы из класса базидиомицетов, но иногда и аскомицеты, в том числе трюфели. Известно около 5000 эктомикоризных грибов.

Эндотрофная микориза отличается от эктотрофной тем, что грибные гифы проникают в клетки корня, где образуют разветвления, вздутия, а также распространены в почве. Эндотрофная микориза встречается примерно у 80% сосудистых растений. Грибной компонент относится к зигомицетам, при этом во всем мире этот симбиоз образуют менее 100 видов грибов, т.е. взаимоотношения симбионтов не являются специфическими, как у эктотрофной микоризы. Эндотрофная микориза широко распространена среди культурных растений (например, у клубники, томатов, горохе, зерновых культурах). Орхидные в естественных условиях не могут прорасти без микоризных грибов, так как их пылевидные семена не содержат питательной ткани. Микориза отсутствует полностью только у небольшого круга растений. Например, у осоковых, крестоцветных, свинчатковых. Не образуют микоризу оомицеты и хитридиомицеты, прочие классы грибов участвуют в образовании микоризы, особенно высшие аско- и базидиомицеты.

Часто гриб вступает в симбиоз только с определенным видом растения, образуя плодовое тело только с этим видом. Так, внутри рода подберезовик (*Leccinum*) в симбиоз с березой вступает только подберезовик обыкновенный (*Leccinium scabrum*); подберезовик чернеющий (*L. nigricans*) – с дубом; подберезовик лисий (*L. vulpinum*) – с сосной обыкновенной.

Мицелий гриба симбионта может “вырождаться” и служить хозяином для растения. Например, рода из семейства орхидных гнездовка (*Neottia*), кораллориза (*Corallorhiza*), над-

бородник (*Epipogon*) не фотосинтезируют органические вещества, у них нет хлорофилла, они паразитируют на грибах, получая от них все питательные вещества.

При симбиозе грибов с водорослями возникает симбиотическая ассоциация – лишайники.

Особенно разнообразен симбиоз грибов с животными. Животные, специализирующиеся на одностороннем питании, например, сосущие соки растений насекомые имеют в определенных частях своих пищеварительных трактов или особых органах, так называемых микосомах, грибы-симбионты и даже бактерии, которые передаются в следующие генерации различным путем. Грибные симбионты помогают своим хозяевам разлагать древесину (например, у древесных ос, елового рогахвоста) и получать из нее питательные вещества. Тропические виды насекомых культивируют в своих подземных строениях мицелии определенных видов грибов (из класса агариковых или несовершенных), которые утолщаются и конечные участки их гиф, богатые питательными веществами, служат пищей. Термиты собирают и культивируют грибы (агариковые), служащие для питания царицы и личинок. Разрушающие целлюлозу грибы переносятся муравьями при переходе в новое гнездо.

Грибы-возбудители болезней. Среди организмов, которые паразитируют на растениях, наряду с животными, бактериями и вирусами, доминирующую роль играют грибы. В Средней Европе известно около 162 важнейших инфекционных заболеваний растений, из них на 83% вызываются грибами. Убытки от них достигают ежегодно миллиардных сумм, иногда даже отмечался массовый голод. Немногие группы живут исключительно как паразиты и являются возбудителями различных болезней высших растений (среди слизивиков плазмодиофоровые, среди прочих групп грибов – пероноспорные, эризифовые, ржавчинные, головневые).

Насчитывается большое число несовершенных грибов-возбудителей болезней растений. Свое развитие гриб-паразит начинает на растении с инфекции. Он проникает или через раны, или через устьица, или прямо через внешние стенки клеток эпидермиса. Вторжение через кутикулу эпидермиса про-

исходит энзиматически с помощью специальных эктоэнзимов (кутиназ) или механически, при этом кутикула пронизывается инфицирующей гифой. Часто инфицируются чувствительные органы хозяина, например, корневые волоски, органы проростка, тычинки и рыльце пестика. Часто достаточно одной споры или конидии, чтобы произошла эффективная инфекция. Решающее значение для прорастания спор или конидий наряду с температурой, прежде всего, имеет достаточная влажность. Поэтому во влажные годы особенно сильно развиваются грибные болезни. На вторжение гриба растение-хозяин реагирует защитными мерами механического или химического характера: утолщением клеточных стенок, образованием таких защитных веществ, как неспецифические дубильные вещества (например, фенолоксидазы) или специфические фитоалкены. Инфицирование хозяина зависит от степени вирулентности (болезнетворности, патогенности) гриба и резистентности (устойчивости) хозяина. Резистентность хозяина обусловлена его генетической конституцией и благодаря различным механическим, химическим и физиологическим факторам резисцентности, которые определяют, произойдет или нет инфекция. Хорошее азотное питание обуславливает, например, малую механическую прочность клеток при быстром росте, в этом случае возможность инфекции очень высока. Вирулентность гриба даже внутри вида обусловлена генетическим варьированием. Из 53 культивируемых спор мучнистой росы ячменя, взятых из одного плодового тела, получили 14 различных патогенных типов. У многих паразитов вид разделяется на большое число хозяйственно-специфических форм (биотипов).

Источником инфекции являются все конидии и гаплоидные споры. Гриб перезимовывает либо в форме склероциев, которые образуют ранней весной плодовые тела (например, вентурия, спорынья, ризотема), либо в форме зиготы (у пероноспоровых) и телейтоспор у ржавчинных грибов. Грибы также перезимовывают в корнях, клубнях, луковицах, почках и т.д. Распространение возбудителя болезни часто происходит очень быстро таким же способом, как плодов и семян высших рас-

тений: воздушными потоками, с помощью животных, а в последнее время благодаря человеку многие болезни растений из одной части Земли заносятся в другую.

При борьбе с болезнями растений – в противоположность бактериальным и грибковым болезням человека – терапия играет не основную роль. Важнейшие меры борьбы состоят в профилактике: попытаться не допускать, что бы возбудитель и хозяин находились рядом; проводить мероприятия по уничтожению пораженных плодов, листьев, промежуточных хозяев ржавчинных грибов; протравливать и опылять фунгицидами. Важную роль играет также выведение новых сортов, устойчивых к возбудителям болезней.

У человека и животных грибы вызывают различные заболевания. Косвенно со способом жизни гриба связаны микотоксикозы и аллергические микозы. Микозы могут вызывать грибы как прямые паразиты. Аспергилл желтый растет на различных орехах и производит афлотоксины, вызывающие разрушение печени. В отличие от миксотоксикозов, которые, например, может вызывать спорынья, говорят о мицетизме, в случае когда гриб съедается и затем вызывает отравление. Из воздуха проникают в дыхательные органы споры грибов, вызывающие аллергию. Содержание спор в воздухе часто высокое. Так, в сельскохозяйственных помещениях в экстермальных случаях содержится до 21 миллиона спор аспергилла на 1 м³ воздуха. В почве показатели также не менее значительны: на 1 см³ до 7 спор. В легких свежееубитой коровы насчитывается до 1700 колоний грибов на грамм веса и даже виды, споры которых размером до 10 микрон, могут паразитировать в дыхательных путях.

Микозы на человеке и животных проявляются после заболевания и поражают наружные поверхности кожи, волосы, ногти, перья, когти и копыта. Глубокие микозы могут привести к смерти. Возбудителями от 30 до 50 видов микозов являются грибы с дрожжевидным или нитевидным мицелием (кандида, цистоккоккус, аспергилл, мкуор и др.). Инфицирует подошву ноги у человека-гриб *Trichophyton rubrum* через мельчайшие кожаные чешуйки (перхоть), содержащие мицелий гри-

ба, который и прорастает на подошве. Его называют “ножной гриб”

Хищные грибы. Эту особую группу грибов образуют факультативные паразиты со специализированным способом питания (рис. 114). Эти грибы ловят мелких почвенных животных (нематод, коловраток и простейших или мелких насекомых колемболл) или подвижные водоросли (эвглен) при помощи различных приспособлений. Они часто могут также жить сапрофитно без ловли организмов, их можно культивировать на обычной богатой почве.

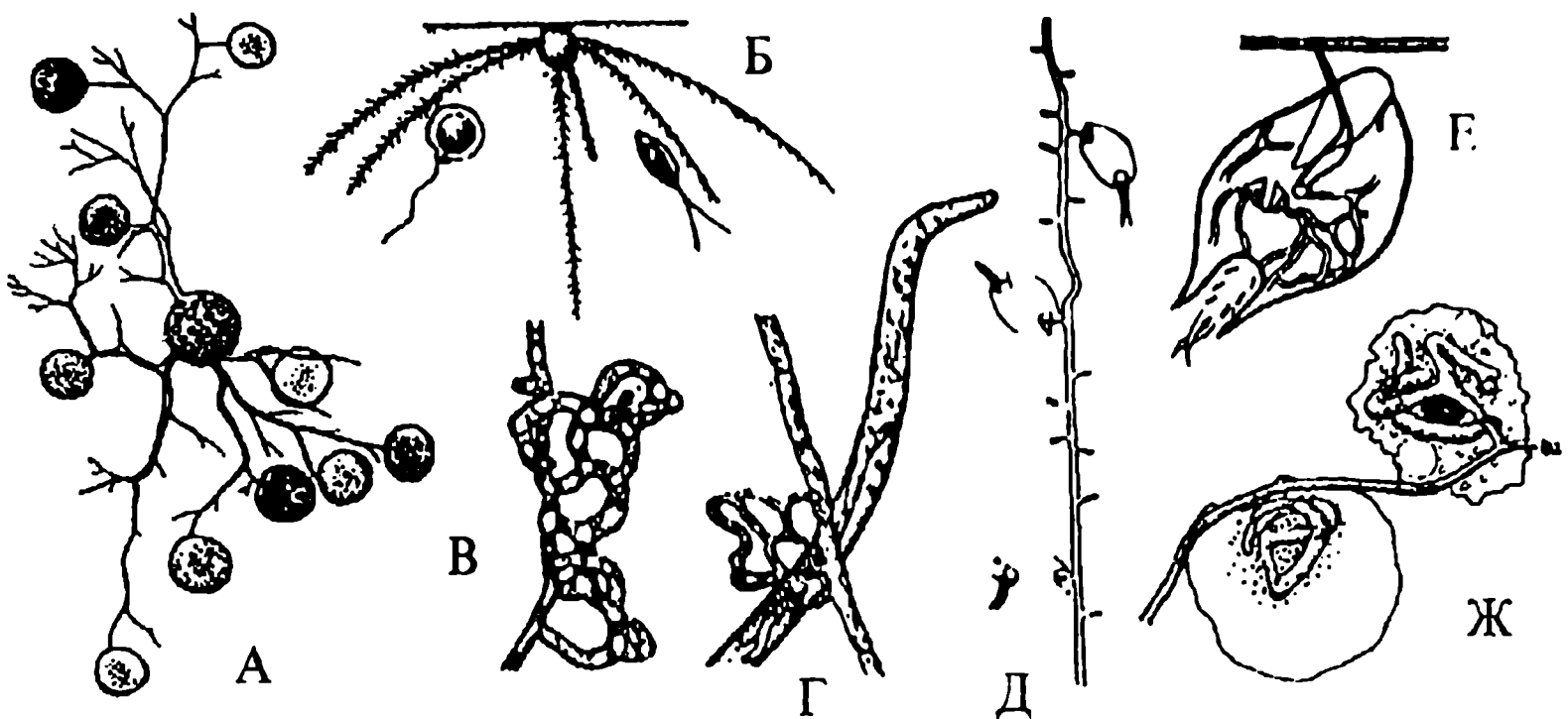


Рис. 114. Хищные грибы.

А — *Polyporus euglenae* с 10 захваченными эвгленами, с различными по продолжительности стадиями. Б — *Arnaudovia hyponeustica* с пойманными водорослями. В — *Arthrobotrys oligospora* с ловчими петлями. Г — он же с пойманной нематодой. Д — *Zoopagus insidians* с 3 пойманными коловратками. Ж — *Zoopagus thamnospira* с двумя амебами.

К хитридиевым принадлежит полифагус эвгленовый (*Polyporus euglenae*, рис. 114А) и виды рода *Arnaudovia* (рис. 114Б), обитающие в нейстоне (в поверхностной пленке воды) ловят одноклеточных животных с помощью гиф. Зоопаговые (зигомицеты) повсюду ловят животных (рис. 114Ж). На поверхность клейких гиф зоопаговых прилипают жертвы, в которые потом с помощью гаусториев проникает мицелий и разрушает тело животного, поглощая питательные вещества. Поглощение содержимого тела нематоды продолжается чуть больше суток. Грибы группы артроботрис (*Arthrobotrys*) относятся к

несовершенным грибам (гифомицетам). Они ловят своих жертв (нематод) с помощью клейких ветвей и петель (рис. 114В). У оомицетов, а также внутри рода зоопагус (*Zoopagus*) возникают ловчие петли и клейкие нити (рис. 114Г,Е). Гифы выделяют слизистый секрет к которому пойманные животные приклеиваются.

Хищные грибы широко распространены по всему земному шару. В целом описано около 80 видов хищных грибов. Несмотря на большую адаптацию к хищничеству они могут развиваться как сапрофиты в почве на растительных остатках. Активное улавливание хищными грибами нематод, способность их жить в почве, возможность выращивания в культуре в больших количествах давно привлекает внимание микологов к этим грибам как к средству биологической борьбы с нематодами.

Лишайники (Lichenes), или Лихенизированные грибы

Лишайник – это симбиотический организм, образованный гифами определенных грибов и низшими водорослями, представляющий собой морфологическое и физиологическое единство. В лишайнике встречаются одноклеточные или нитчатые водоросли (фикобионты) из отдела сине-зеленых (например, хроококк – *Chroococcus*, голеокапса – *Gloeocapsa*, носток – *Nostoc* и др.) или зеленые водоросли (например, хлорелла – *Chlorella*, требуксия – *Trebouxia*, кладофора – *Cladophora*, цистоккок – *Cystococcus*). Грибы, участвующие в образовании лишайника (микобионты), относятся обычно к классу аскомицетов (с плодовыми телами апотециями, редко перитециями), в очень немногих случаях в состав лишайника входят базидиомицеты (например, семейства кортицивые и рогатиковые). Принадлежность лишайникового гриба (микобионта) к тому или иному классу в системе грибов совершенно четко выражена. Можно утверждать, что в ходе исторического развития лишайники возникали многократно и различными путями. Так появилась новая форма организации таллофитных организмов с собственными морфологическими и химическими признаками. Грибы лишайников теряют в этом симбиозе свои свойства и могут расти только в соединении с водорослями.

На этом основании лишайники рассматривались как особая систематическая группа и объединялись в отдел лишайники.

Морфология лишайников. Форма лишайников в редких случаях зависит от строения водорослей и в большинстве определяется грибом. У медленно растущих корковых лишайников, живущих на поверхности камней, почве или коре, таллом с нижней поверхности прочно срастается с субстратом и не имеет ярко выраженной формы (рис. 115 Д,З).

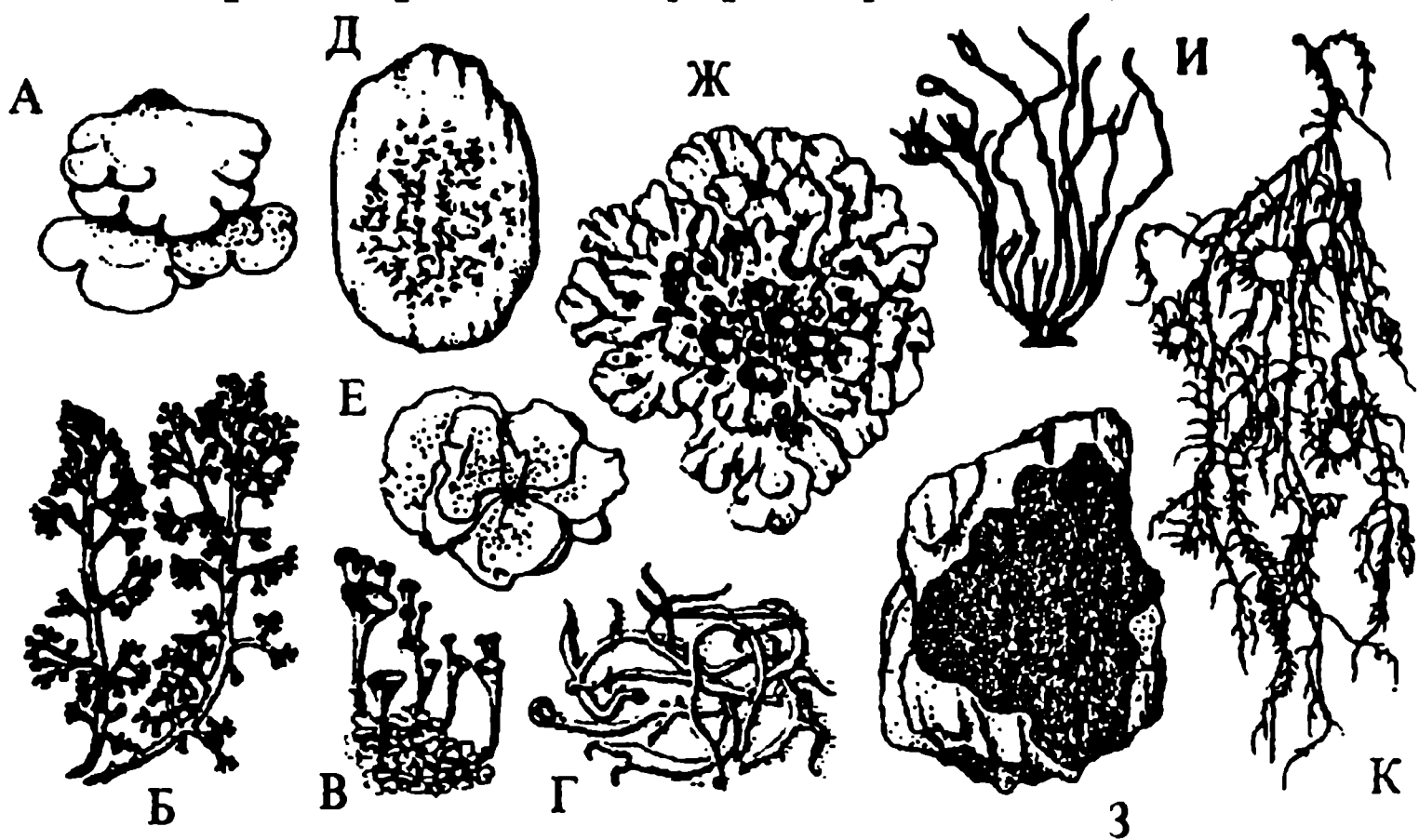


Рис. 115. Лишайники.

А – *Cora pavonia*. Б – *Cladonia rangiferina*. В – *Cladonia pyxidata* (таллом с кубковидной формы подециями). Г – *Thamnolia vermicularis*. Д – *Dermatocarpon miniatum*. Е – *Graphis scripta*. Ж – *Parmelia acetabulum*. З – *Rhizocarpon geographicum*. И – *Rocella boergesenii*. К – *Usnea florida*.

Чаще всего развиваются у лишайников таллом листоватой формы (рис. 115Ж), прикрепляющийся к субстрату с помощью пучка гиф – ризин. Кустистые лишайники (рис. 115Б,И) имеют форму ветвящихся стволиков, часто с сильно ветвящимися боковыми веточками. Такие лишайники похожи на мелкие кустики. Прикрепляются к субстрату узким основанием. Некоторые аркто-альпийские виды имеют талломы, стелющиеся по субстрату (рис. 115Г). У рода кладония (*Cladonia*) наряду с кустистыми талломами, характерны и листоватые, которые поднимают в верх чашевидной или кустистой формы подеции, несущие плодовые тела апотеции (рис. 115 В).

Анатомия и физиология лишайников. Поперечный разрез через таллом лишайника (рис. 116А) показывает, что клетки водорослей распределены равномерно в толще слоевища и в слизи, выделяемой ими, среди гиф грибов. Такое строение таллома называют гомеомерным. Примером такого строения служат виды рода коллема (*Collema*), растущие на скалах. Гифы гриба на верхней и нижней поверхности слоевища образуют слои коры.

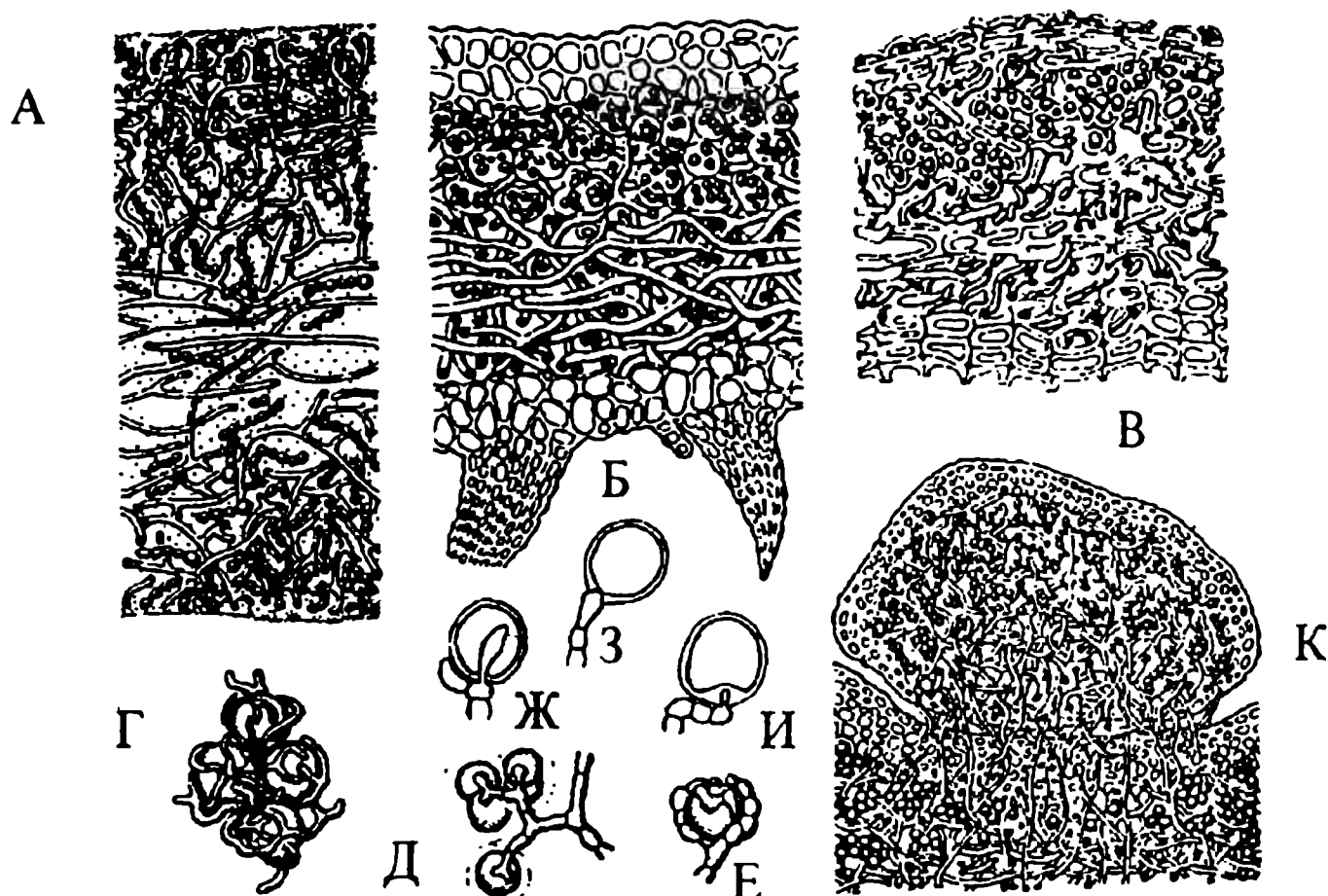


Рис. 116. Лишайники.

А – *Collema pulposum*, поперечный разрез таллома. Б – *Stria fuliginosa*, поперечный разрез таллома. В – *Graphis dendritica*, поперечный разрез таллома. Д – соредии у *Parmelia sulcata*. Д-Е – гаустории (Д – апрессории, Е – охватывающие гифы, Ж – внутриклеточный гаусторий, З – межмембранный гаусторий, И – утолщение целлюлозной стенки при внедрении межмембранного гаустория). К – цефалодии на *Peltigera aphthosa*.

Кустистые и листоватые лишайники, как и многочисленные корковые, имеют гетеромерное строение таллома (рис. 116Б). Водоросли располагаются в виде параллельных слоев по отношению к верхней поверхности таллома. Сверху и снизу слоевище покрыто корой из плотного сплетения гиф (рис. 116Б,В). У листоватых и кустистых лишайников кора сильнее дифференцирована, чем у корковых (сравни рис. 116Б и В).

У лишайников, живущих в коре деревьев (эндофилотически) или в камнях (эндолитически), таллом так глубоко погружен в субстрат, что не выступает на поверхность.

Гриб и водоросль живут в тесном симбиозе, при этом гриб оплетает водоросли (рис. 116Д,Е) и проникает в них, часто возникают гаустории, как специализированные гифы гриба, проникающие внутрь клеток водорослей (рис. 116Ж). Гриб остается, как правило, разъединенным с протопластом клетки водоросли, потому что вторжение его ограничивается мембранами стенки. У многих лишайников грибы образуют апрессории, которые давят на клеточную стенку водорослей (рис. 116 Д), на это водоросли реагируют утолщением стенки (рис. 116И).

У некоторых лишайников наблюдаются водоросли второго вида, существенно отличающиеся от первых систематически. Эти водоросли находятся в талломе в определенных местах или в маленьких головках таллома, так называемых цефалодиях (рис. 116К). В цефалодиях содержится азот воздуха, который может связываться сине-зелеными водорослями лишайника (например, ностоком).

При нормальном водорослево-грибном симбиозе гриб является “парасимбионотом”, т.е. не уничтожает клетки водорослей, но живет как настоящий паразит. Такой “лишайниковый паразитизм” широко известен среди лишайников. С помощью меченого углерода (^{14}C) было доказано, что органические вещества гриб получает от водорослей. Гриб сильно влияет на обменные процессы водорослей. Например, водоросли выделяют большое количество спиртов Д-сорбитола и Д-рибитола в составе лишайника только под влиянием гриба. Выделенные из лишайника водоросли и грибы растут в чистых культурах, при этом гриб образует компактные колонии, совершенно не похожие на лишайник. Выделенные из лишайника водоросли быстрее растут в свободном состоянии. Таким образом, можно предположить, что партнерство в лишайнике, контролируется больше сбалансированным паразитизмом гриба на водоросле, чем симбиозом, т.е. гармоничными отношениями. Тем не менее, лишайник не просто сумма компонентов, а вполне самостоятельный организм. Вероятно, гриб первым берет под контроль фотосинтезирующего партнера, что приводит к появлению характерных морфологических черт лишайника.

Гриб (микобионт) получает органические соединения от водоросли (фикобионта) в виде сахаров или сахарных спиртов. Снабжение водой и минеральными веществами водорослей, закрытых в слоевище лишайника, осуществляет гриб. Кроме того, он обеспечивает защиту от яркого света. В связи с симбиозом в слоевище лишайника возникают многочисленные лишайниковые вещества, которые в изолированных культурах водорослей и грибов не образуются. Они выделяются преимущественно на внешней стороне гиф и придают многим лишайникам их характерную окраску. Речь идет об очень различных группах веществ: алифатические кислоты, депсиды, депсионы, хиноны, дибензофурандериваты и др.

Размножение лишайников. Водоросли в слоевище лишайника размножаются только вегетативным путем. Их клетки здесь крупнее, чем в свободно живущем состоянии. Деление их как симбионтов явно тормозится. Гриб, тем не менее, развивает свои плодовые тела (апотеции, реже перитеции, псевдопитеции). Гимений в большинстве своем не имеет водорослей. Новый таллом может возникать, когда проросшая спора гриба случайно опять встретится с водорослью, которая входит в состав лишайника. Такой “синтез лишайника” удастся экспериментально лишь частично. Только у немногих лишайников (например, *Endocarpon*) в гимении лежат водоросли, которые при выбрасывании спор захватываются ими, так что прорастающий гриб нужную водоросль тотчас получает в свое распоряжение.

Какую функцию у многих лишайников выполняют пикниды – пока еще не ясно. Размножение листоватых и кустистых лишайников происходит преимущественно вегетативным путем. В этом случае образуются *соредии* (рис. 116Г). Соредии состоят из одной или нескольких клеток водорослей, оплетенных гифами гриба. Они образуются в слое водорослей. Под давлением образующихся соредий кора прорывается и они выходят наружу в виде поршащего налета. Обособленные скопления соредий называют *сорелями*. Соредии распространяются с помощью ветра и в благоприятных условиях из них возникает новый лишайник. В неблагоприятных условиях соредии не развивают новое слоевище, а обильно размножаются,

образуя порошковидные пятна, так называемые *лепрозные* формы. У других видов лишайников на верхней поверхности таллома возникают мелкие, палочковидные или коралловидные выросты – *изидии*, состоящие из гриба и водоросли. Они покрыты, в отличие от соредий, корой. Изидии также служат для вегетативного размножения. Наконец, вегетативное размножение лишайников происходит путем деления таллома на отдельные участки, из которых возникают новые талломы.

Распространение и образ жизни. Лишайники растут на различных субстратах: скалах, камнях, почве, коре деревьев, отмершей древесине, а в тропиках даже на листьях деревьев. Корковые лишайники развиваются на известковых скалах и камнях, редкие виды растут на не известковых, а кварцитовых горных породах. Поселяясь на скалах, они создают субстрат для поселения высших растений. Отдельные виды лишайников живут амфибиотически, в непосредственной близости от воды (в зоне брызг, приливов и прибоев). Они встречаются по берегам пресных водоемов, но особенно широко представлены на морских побережьях. Наибольшего развития достигают лишайники во влажных горных лесах умеренной зоны, в лиственных и хвойных лесах тропических высокогорий, а также в тундре. Огромные пространства тундры покрыты лишайниками, формирующими здесь подзону мохово-лишайниковых тундр. В ней широко представлены рода: кладония (*Cladonia*), кладина (*Cladina*), алектория (*Alectoria*), цетрария (*Cetraria*) и др. Они образуют кладониевые, цетрариевые и алекториевые тундры.

Лишайники очень чувствительны к загрязнению воздуха. Например, концентрация SO_2 , равная $0,5 \text{ мг/м}^3$, губительна для всех видов лишайников. В настоящее время лишайники используются в лихеноиндикации как индикаторы степени загрязненности воздуха.

Лишайники поглощают воду гифами гриба. Однако у большинства листоватых лишайников часто часть гиф не смачивается, так что при полном увлажнении таллома они осуществляют проветривание. Иногда на нижней стороне таллома имеются настоящие воздушные поры (цифеллы). Лишайники, обитающие на солнечной стороне скал, переносят не только высокое нагревание местообитания (до 70°C) в течение не-

скольких месяцев, но и полное высыхание. Однако при увлажнении фотосинтез начинается уже через несколько минут. Это пойкилогидрические организмы, гидратура их клеток зависит от окружающей среды.

Рост лишайников происходит, в сравнении с другими организмами, очень медленно. Крупные листоватые и кустистые лишайники наших широт растут в год не более чем на 1-2 см. У корковых лишайников, живущих на скалах в альпийском поясе гор (например, *Rhizocarpon geographicum*, рис. 115, 3) ежегодный прирост составляет 0,5 мм. По диаметру таких живущих на скалах корковых лишайников можно вычислять возраст постледниковых морен. Продолжительность жизни лишайников колеблется от года (эпифильные лишайники тропиков) до многих сотен лет, возможно, даже до тысячи лет, у арктоальпийских корковых лишайников, живущих на скалах.

Лишайники как форпосты жизни проникли в холодные пустыни высокогорий, а также в Арктику и Антарктику. Иногда без повреждений могут переносить охлаждение до -196°C . А при температуре -24°C лишайники еще связывают CO_2 , т.е. фотосинтезируют. Первыми поселяясь на субстратах, не пригодных для других растений, лишайники постепенно их разрушают и в конечном итоге подготавливают условия для поселения высших растений.

Ископаемые формы лишайников известны с третичного периода, но уже представлены высокоорганизованными талломами.

Значение лишайников. Лишайники тундр кладония, цетрария, алектория служат основным кормом северных оленей. Совокупность лишайников из кладоний называют ягелем. Некоторые виды ягеля: *Cladonia rangiferina*, *C. alpestris*, *C. sylvatica* – могут потреблять и другие сельскохозяйственные животные. Из многих лишайников получены антибиотики. В пустынях Среднего Востока используют в пищу “лишайниковую манну” – *Leconora esculenta*. В Японии из умбликарии съедобной (*Umblicaria esculenta*) готовят различные блюда. Некоторые виды лишайников (например, виды рочелла – *Roccella*, рис. 115И) применялись для получения лакмуса и красок. Из ви-

дов эвернии (*Evernia*), рамалии (*Ramalia*), пармелии (*Parmelia*) экстрагируют вещества, используемые в парфюмерной промышленности.

Для определения возраста горных пород в археологии применяют метод лихенометрии, основанный на знании ежегодного прироста лишайников, растущих на каменистых субстратах в определенной климатической области.

Letharia vulpina – эпифитный, желтый, листоватый лишайник, распространен в альпийском поясе гор, является единственным ядовитым лишайником в Европе. Его использовали для отравления волков.

Выявлена тесная связь между загрязнением воздуха отходами промышленного производства (диоксидом серы, окислами азота, соединениями фтора, свинца и т.д.). Концентрация диоксида серы 0,3–0,5 мг/м³ губительна для многих видов лишайников. Чем выше загрязненность, тем менее богата флора лишайников. При нарастании загрязнения воздуха последовательно вымирают: сначала кустистые, потом листоватые, а затем корковые. Имеются и устойчивые к загрязнению лишайники: некоторые виды ксантории (*Xanthoria*), фисции (*Physcia*), пармелии (*Parmelia*). Устойчивые к загрязнению лишайники называют полеотолерантными. В настоящее время лишайники широко используют в биоиндикации для определения степени загрязнения окружающей среды.

Систематика лишайников. После того как исследования С. Швенденера (1867), А. Фаменицина и И. Бараневского (1887) разъяснили природу лишайников, многие авторы продолжают рассматривать их как самостоятельную группу – отдел растительного мира. Р. Ветшттейн (1901) назвал лишайники “грибами, приспособившимися к симбиозу с водорослями”. В связи с этим широкое применение получил термин “лихенизированные грибы”. Авторы, отрицающие самостоятельное систематическое положение лишайников в филогенетической системе, включают их в систему грибов. Отдельные классы и порядки лишайников в филогенетических системах относят к близкородственным грибам. Разграничение порядков и семейств лишайников, среди которых известно около

400 родов и в целом более 20 000 видов, производят на основе строения плодовых тел грибов, так как этот признак прежде всего позволяет судить о родстве. Важный признак – отношение к раствору йода в йодистом калии. Гифы и аски гриба при этом окрашиваются в голубой цвет и характеризуются как амилоидные. Для распознавания видов служат и другие химические реакции.

Таким образом, исходя из принципов филогенетической систематики лишайники признаются группой гетерогенного происхождения, поэтому их рода размещают в пределах порядков грибов, с которыми они генетически связаны. Лишайники – это не систематическая группа организмов, а один из видов симбиоза гетеротрофов с автотрофами, что широко распространено в органическом мире.

Среди лишенизированных грибов выделяют 2 класса.

Класс Ascolichenes (= Ascomycetes) – Сумчатые лишайники. Порядки этого класса стоят очень близко к соответствующим порядкам грибов в системе аскомицетов. Находим мы также порядки с переходными признаками между лишенизированными формами и такими, которые с водорослями образуют высоко развитые талломы. Как и у аскомицетов, здесь также выделяется ряд порядков на основе строения сумок.

Плодовые тела апотеции, реже перитеции. Различают два основных типа апотециев. Леканориновый тип апотеции (обнаружен у леканоры) – край апотеция образован гифами гриба и клетками водорослей. У лецидеиновых апотециев – край плодового тела образован только гифами гриба.

Порядок Caliciales – Калициевые. В этом порядке есть и не лишенизированные представители. Лишенизированные – образуют корковые, листоватые и кустистые талломы. Апотеции на явно выраженных ножках. Аски часто протуникатные, после их разрушения споры вместе с парафизами образуют рыхлую, порошковидную массу. Зрелые споры одно- или многоклеточные. В сумке, как правило, 8 аскоспор. Виды рода калициум (*Calicium*) распространены обычно на коре деревьев. Виды рода сферофорус (*Sphaerophorus*) – имеют кустистые талломы, живут на силикатных камнях, реже на почве. Фикобионты хлорелла, трентеполия, стихококкус.

Порядок Ostroporales – Остропоровые. К этому порядку принадлежат корковые лишайники с апотециями. Бесцветные или бурые аскоспоры образуются от 1 до 8 в неамилоидных унитуникатных сумках. Плодовые тела развиваются как у калициевых по гимениальному типу.

Порядок Graphidales – Графидовые. Апотеции у большинства в форме простых или слабо разветвленных полос, редко округлые, сидячие. Аски находятся между парафизами. Сумки унитуникатные, с 8 многоклеточными аскоспорами. Водоросли принадлежат к хлорококковым или видам рода трентеполия. Род графис охватывает около 300 видов, живущих на коре деревьев и распространенных преимущественно в тропиках и субтропиках. Графис письменный (*Graphis scripta*) встречается на коре бука и других лиственных деревьев. Апотеции в виде черных извилистых или ветвистых полос (рис. 115Е).

Порядок Lecanorales – Леканоровые. Талломы разнообразной формы: округлые, блюдцевидные, у некоторых погружены в слоевище и похожи на перитеции с узкими отверстиями. Сумки унитуникатные, стенки их толстые. В порядке много подпорядков. У подпорядка лициниевые сумки протуникатные, у пельтигеровых – битуникатные. Фикобионты – зеленые водоросли (хлорококковые: требуксия, кокконеукса) и сине-зеленые водоросли.

Подпорядок Лицениневые (*Lichiniinae*) объединяет рода с разнообразными талломами. Виды рода коллема (*Collema*) с гомеомерными талломами, не имеют коры. Поверхность таллома покрыта слизью. Фикобионт – носток. Живут во всех регионах, на камнях и почве. Остальные рода этого порядка имеют гетеромерные талломы. Корковые типы талломов характерны для родов пертузария (*Pertusaria*), ризокарпон (*Rhizocarpon*), лецидея (*Lecidea*). Эти лишайники встречаются на камнях, скалах, коре деревьев. На коре деревьев обычна лецидея бородавчатая (*Lecidea glomerulosa*). Корково-чешуйчатые талломы до явно листоватых имеют рода ксантория (*Xanthoreia*) и лецидина (*Lecidina*). Талломы видов ксантории часто желтой или оранжевой окраски на местообитаниях с обильным содержанием соединений азота. Виды родов пармелия (*Parmelia*)

и фисция (*Physcia*) имеют листоватые талломы с леканориновыми апотециями.

Подпорядок пельтигровых (*Peltigerineae*) с крупными щитовидными талломами объединяет рода *Peltigera*, *Nemphoroma*, *Lobaria* и др. Виды пельтигеры (*Peltigera*) с хорошо различимыми по цвету верхней и нижней сторонами. На верхней коре у некоторых видов (например, у пельтигеры пузырчатой) образуются цефалодии. Апотеции щитковидной формы. Лобария легочная (*Lobaria pulmonaria*) – эпифит на коре старых лиственных деревьев, только в чистом воздухе. Слоевище выямчато-ячеистое, на выступающих ребрах расположены сорали и изидии.

К кустистым лишайникам относят следующие рода: *Alectoria*, *Ramalina*, *Letharia*, *Evernia*, *Anaptychia*, *Usnea*. Уснея бородатая – лишайник с длинной бородой до 8 м, свешивается со стволов и ветвей

Рода кладония – *Cladonia* (более 200 видов), кладина – *Cladina* (около 100 видов) и стереокаулон – *Stereocaulon*, объединены в подпорядок кладониевые (*Cladoniinae*). Они имеют разнообразные талломы (рис. 115Б,В). Часто они состоят из двух частей: первичный таллом – горизонтальный в виде чешуй или лопастей; вторичный таллом – вертикальный в виде подотеция (рис. 115В) или псевдоподотеция, последние развиваются экзогенно. Подотеции и псевдоподотеции разнообразны по форме: кубковидные, кустистые, простые, часто прорастают в сцифы. Все эти рода, как и цетрария (*Cetraria*), распространены во всех климатических зонах.

Порядок Pyrenulales – Пиренуляревые. Плодовые тела перитеции с аскогимениальным типом развития. Сумки унитарные с 8 многоклеточными аскоспорами. Фикобионт – виды трентеполии. Род пиренула (*Pyrenula*) с корковыми талломами, распространен, прежде всего, в тропиках и субтропиках на коре деревьев.

Порядок Verrucariales – Веррукариевые. Объединяет лишайники с сидячими или погруженными, аскогимениально развивающимися перитециями. Настоящих парафиз нет. Сумки битуникатные, булабовидной или цилиндрической формы, содержат 1–8 бесцветных или бурых спор. Фикобионт – хлорококковые. Многие виды рода веррукария (*Verrucaria*) жи-

вут как эндо- или эпилитические формы на известковых скалах, отдельные виды – на морских побережьях во влажной среде. Род дерматокарпон (*Dermatocarpon*) с чешуйчатыми или листоватыми плодовыми телами, распространен на скалах.

В то время как во всех названных порядках плодовые тела возникают по аскогимениальному типу, у следующих 2 порядков иной тип развития плодового тела.

Порядок Arthoniales – Артониисвые. Порядок объединяет формы с плодовыми телами псевдотециями. Развитие плодового тела происходит по асколокулярному типу. Обычно талломы от корковых до кустистых с псевдотециями округлой или нитевидной формы. Сумки битуникатные, содержат двухмногоклеточные споры. Род артония (*Arthonia*) объединяет до 500 видов, живущих преимущественно в тропиках. Талломы тонкие, корковые, гомеомерные, с округлыми до звездчатой формы псевдотециями, без оболочек. Широко распространены на коре деревьев, древесине камнях. Род рочелла (*Roccella*) образует кустистые талломы (рис. 115И), распространен преимущественно на скалах и на побережьях теплых морей.

Порядок Dothideales – Дотидеевые. Плодовые тела псевдотеции, развитие их идет по асколокулярному типу. Гифы гриба образуют лишайники с различными водорослями.

Класс Basidiolichenes (= Basidiomycetes) – Базидиальные лишайники. Долгое время были известны немногие и только тропические представители, у которых грибы из порядка пориевых с сине-зелеными водорослями образуют лишайник. Например, Кора (=Диктионема) павонская (*Cora (=Dactyone-ma pavonia)*). Талломы почковидные в виде розеток (рис. 115А) с гимением на нижней поверхности. Растут на почве.

Недавно в тропиках и умеренной зоне обнаружены базидиальные лишайники, грибным компонентом которых являются виды из порядка лисичковых, семейство рогатиковые (*Clavariaceae*), и виды порядка агариковых, род омфалина (*Omphalina*).

ПРОГРАММА ПО БОТАНИКЕ

Часть I

Систематика водорослей и грибов

(для студентов по направлению биология и естествознание)

Объяснительная записка

Программа по ботанике для студентов естественно-географических факультетов состоит из четырех частей.

1. Низшие растения – водоросли и грибы.
2. Высшие растения – морфология и анатомия высших растений.
3. Систематика высших растений.
4. Фитоценология (геоботаника).

Целью учебного курса “Систематика водорослей и грибов” является формирование у студентов системы научных знаний о водорослях и грибах, их морфологической и функциональной организации, онтогенезе, адаптации к условиям окружающей среды, классификации, путях эволюции, роли в экосистемах и хозяйственной деятельности человека.

Программа включает два основных раздела: “Альгология” и “Микология”. В разделе “Альгология” изучаются водоросли. Грибы представляют собой самостоятельное царство и изучаются в разделе “Микология”. Фактически это две самостоятельных учебных дисциплины, традиционно объединяемые в “Низшие растения”.

Методология программы – эволюционные отношения как ключ к пониманию формы и функции.

Систематика многих групп водорослей и грибов еще не устоялась. Нет единства взглядов на объем высших таксономических единиц. В программе даны современные системы водорослей и грибов, созданные на основе синтеза данных по морфологии, анатомии, цитологии, физиологии, биохимии и электронно-микроскопических исследований.

Основная задача лабораторного практикума – овладение

методами исследования водорослей и грибов в лаборатории, формирование умений и навыков, необходимых в подготовке учителя биологии.

На летней полевой практике, по особой программе, изучаются водоросли и грибы в естественной среде обитания.

Введение

Ботаника – наука о строении и жизни растений и их сообществ (фитоценозов) как компонентов биосферы. Экологическая роль растительного мира в осуществлении круговорота веществ и трансформации энергии в биосфере. Хозяйственное значение растений.

Краткий очерк развития ботаники. Основные разделы ботаники, их содержание: морфология, анатомия, физиология, систематика, экология, фитоценология, география растений.

Общие представления о строении растений. Разнообразие растений. Прокариоты и эукариоты, автотрофные, симбиотрофные и гетеротрофные растения. Уровни морфологической организации растений: одноклеточные, колониальные и многоклеточные растения. Возможные пути образования многоклеточности в эволюции растений.

Современные взгляды на строение клетки растений, отличия её от клеток животных и грибов.

Размножение растений как одно из свойств живого. Понятие о вегетативном, бесполом размножении. Место мейоза в жизненном цикле растений. Типы половых процессов (изогамия, гетерогамия, оогамия) и жизненных циклов (гаплоидный, диплоидный, гапло-диплоидный с изоморфной и гетероморфной сменой поколений). Понятие о гаметофите и спорофите.

Общие закономерности строения и развития растения. Симметрия и полярность. Конвергенция, корреляция, редукция, атавизмы, абортирование. Аналогия и гомология.

Систематика растений, ее значение, место в системе биологических наук и деятельности человеческого общества. Задачи систематики растений. Теоретическое и прикладное значение систематики. Взаимосвязи систематики с другими биоло-

гическими дисциплинами и другими науками. Роль систематики как синтетической биологической науки.

Подразделения систематики. Диагностика и таксономия. Таксономические категории и таксономические единицы (таксоны). Основные принципы и правила ботанической номенклатуры.

Методология современной систематики. Общебиологическое и философское значение филогенетической системы, возможные принципы ее построения.

Монофилия и полифилия. Филы и урны морфологической организации. Понятие об арогенезе и аллогенезе. Дивергенция и парафилия. Принцип гетеробатмии. Соотношение эволюционных признаков в эволюции таксонов.

Современные царства органического мира, их общая характеристика. Понятие о низших и высших растениях их возможные филогенетические связи. Положение грибов в системе царств органического мира.

НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ

Краткая характеристика низших растений. Понятие о талломе. Разнообразие организмов, включаемых в группу “низшие растения”: бактерии, водоросли, грибы и лишайники. Их связи друг с другом и другими группами высших растений и беспозвоночными животными.

АЛЬГОЛОГИЯ

Понятие о водорослях, их общая характеристика. Основные отделы водорослей: Сине-зеленые (Цианеи) или Цианобактерии (Cyanophyta), Красные (Rhodophyta), Зеленые (Chlorophyta), Разножгутиковые или Хромофиты (Heterocontophyta, Chromophyta), Криптофиты (Cryptophyta), Динофитовые (Dinophyta), Эвгленовые (Euglenophyta).

Прокариотические водоросли. Общая характеристика. Отличительные черты.

Отдел Сине-зеленые водоросли (Cyanophyta). Уровни организации талломов. Строение клетки, пигменты, запасные вещества. Размножение. Деление на классы. Распространение и образ жизни. Значение для человека, роль в природе.

Отдел Празеленые водоросли (Prochlorophyta). Строение клетки, пигменты. Празеленые водоросли как исходная группа Зеленых водорослей (*Chlorophyta*).

Эукариотические водоросли. Общая характеристика. Уровни морфологической организации и варианты структур талломов. Морфологический параллелизм в разных отделах.

Строение клетки: стенка (оболочка), ядро, форма хлоропластов и жгутиков в разных отделах. Эволюция хлоропластов. Химический состав: пигменты, запасные продукты, их распределение в различных отделах водорослей.

Размножение. Особенности вегетативного, бесполого и полового способов размножения в разных отделах водорослей. Эволюция способов размножения.

Циклы воспроизведения водорослей и их варианты в разных отделах. Понятие о гаметофите и спорофите.

Экология водорослей. Морфологические и химические адаптации водных и наземных форм к условиям обитания. Черты адаптации к планктонному и бентосному образу жизни. Влияние света и химического состава воды на видовое разнообразие и численность водорослей. Оценка качества воды по видовому составу водорослей.

Практическое значение водорослей.

Систематический обзор эукариотических водорослей

Отдел Chlorophyta – Зеленые водоросли. Общая характеристика. Принципы классификации. Морфологические и филогенетические системы Зеленых водорослей.

Класс Chlorophyceae – Зеленые водоросли. Отличительные признаки класса. Принципы классификации. *Порядки: Вольвоксовые (Volvocales), Протококковые (Protococcales).* Отличительные признаки порядков. Уровни морфологической организации. Типичные представители. Циклы воспроизведения. Распространение и образ жизни.

Класс Ulothrichophyceae – Улотриксковые. Отличительные черты класса. Принципы классификации. *Порядки: Улотрикс-*

совые (*Ulothrichales*), Хетофоровые (*Chaetophorales*), Эдогониевые (*Oedogoniales*), Сифоновые (*Siphonales*), Кладофоровые (*Cladophorales*). Их общие характеристики. Типичные представители. Циклы воспроизведения. Распространение и образ жизни.

Класс Conjugatae (Zygnematomphyceae) – Конъюгаты, или Зигнемовые. Отличительные признаки класса. Уровни морфологической организации. Принципы классификации. *Порядок Конъюгаты (Conjugales)*. Отличительные признаки. Типичные представители. Цикл воспроизведения. Распространение и образ жизни.

Класс Charophyceae – Харофиты, или Харовые. Отличительные черты класса. Уровни морфологической организации. *Порядок Харовые (Charales)*. Характерные черты морфологии, размножение и цикл воспроизведения. Распространение и образ жизни.

Ретроспективный обзор Зеленых водорослей и пути их эволюции. Гипотезы происхождения высших растений.

Отдел Chromophyta (Heterocontophyta) – Хромофиты, или Разножгутиковые водоросли. Отличительные признаки отдела. Уровни морфологической организации и варианты структуры тела. Принципы классификации.

Класс Chrysophyceae – Золотистые водоросли. Общая характеристика. Типичные представители. Цикл воспроизведения. Распространение и образ жизни.

Класс Xanthophyceae – Разножгутиковые, или Желто-зеленые водоросли. Параллелизм форм с Зелеными и Золотистыми водорослями. Типичные представители. Цикл воспроизведения. Распространение и образ жизни.

Класс Bacillariophyceae (Diatomae) – Диатомовые. Отличительные черты диатомовых водорослей. Строение клетки. Принципы классификации. *Порядки: Центрические (Centrales)* и *Пеннатные (Pennales)*. Типичные представители. Цикл воспроизведения. Распространение и образ жизни.

Класс Phaeophyceae – Бурые водоросли. Общая характеристика. Строение клетки, пигменты, продукты запаса. Уровни морфологической организации. Строение таллома. *Порядки:*

Эктокарпусовые (Ectocarpales), Кутлериевые (Cutleriales), Диктиотовые (Dictyotales), Ламинариевые (Laminariales), Фукусовые (Fucales). Особенности анатомо-морфологического строения. Циклы воспроизведения. Распространение и образ жизни.

Принципы построения системы отдела Хромофитов или Разножгутиковых водорослей, их эволюционные связи.

Отдел Rhodophyta – Красные водоросли. Отличительные черты. Строение таллома и клеток. Пигменты и их физиологическое значение. Принципы классификации. Черты сходства и различия Бангиевых (*Bangiophyceae*) и Флоридей (*Floridophyceae*). Варианты циклов воспроизведения. Основные признаки Флоридей и их эволюция. Распространение и образ жизни.

Водоросли со смешанными признаками. Отделы Эвгленовые (*Euglenophyta*), КRYPTOфитовые (*Cryptophyta*), Динофитовые (*Dynophyta*), или Пиррофитовые (*Pyrrhophyta*).

Черты морфологического примитивизма и эндосимбиотического происхождения их клеток. Биологическое разнообразие групп. Экология и распространение.

Микология

Царство грибов – *Mycota, Fungi*

Общая характеристика царства грибов. Вегетативное тело гриба. Типы мицелия и его видоизменения. Осмотрочный способ питания грибов и его влияние на морфологию, физиологию и образ жизни грибов.

Химические, цитологические и физиологические особенности грибов, отличающие их от растений и животных. Деление на подцарства.

Подцарство Слизивики – Mucobionta. Общая характеристика. Деление на отделы. Черты организации талломов. Псевдоплазмодиальных (Клеточных) – *Acrasiomycota*, Плазмодиальных – *Mucomycota* и Фитопаразитарных – *Plasmpdiophoromycota* слизивиков. Основные представители.

Подцарство грибы – Mucobionta. Отдел Оомикота – *Oomycota*. Черты сходства с разножгутиковыми (желто-зелеными) водорослями. Строение мицелия. Деление на порядки. *Поря-*

док Сапролегниевые *Saprolegniales*. Образ жизни. Цикл воспроизведения. **Порядок Пероноспоровые** – *Peronosporales*. Черты адаптации к наземному образу жизни. Переход от сапрофитизма к паразитизму. Эволюция паразитизма у пероноспоровых. Цикл воспроизведения. Фитопатогенные представители и меры борьбы с ними.

Отдел Настоящие грибы – *Eumycota*. Общая характеристика отдела. Химические и цитологические особенности настоящих грибов. Деление на классы.

Класс Хитридиомицеты – *Chytridiomycetes*. Формы мицелия и их эволюция. Основные представители водных и наземных хитридиомицетов. Фитопатогенные представители хитридиевых. Особенности циклов воспроизведения. Меры борьбы с ними.

Класс Зигомицеты – *Zygomycetes*. Отличительные черты класса. Принципы классификации.

Порядок Мукоровые – *Mucorales*. Строение мицелия, образ жизни. Эволюция бесполого и полового размножения. Гетероталлизм. Эндомикоризные и энтомопатогенные зигомицеты.

Класс Аскомицеты – *Ascomycetes*. Отличительные черты класса. Половой процесс и формирование сумок (асков). Типы сумок. Формирование плодовых тел и их типы. Принципы деления на подклассы и группы (надпорядки).

Подкласс Эндомицеты, или Гемиаскомицеты, – *Endomycetidae*. Отличительные черты. Дрожжи как представители эндомицетов. Стрение, образ жизни. Циклы воспроизведения. Практическое значение.

Подкласс Эуаскомицеты (Плодосумчатые грибы) – *Euascomycetidae*. Отличительные черты. Типы плодовых тел. Эволюция плодовых тел и способов рассеивания аскоспор. Типы сумок. Принципы классификации.

Группа Протуникатные. Порядок Эвротиевые – *Eurotiales*. Отличительные черты. Типы плодовых тел. Пеницилл и Аспергилл как важнейшие представители. Значение в природе и жизни человека.

Группа Унитуникатные – опрекулятные. Отличительные черты группы.

Порядок Эризифовые или Мучнисторосяные – *Erysiphales*. Основные черты их морфологии. Бесполое и половое размножение. Черты адаптации к паразитизму на растениях. Важнейшие представители, вызывающие болезни растений, и меры борьбы с ними.

Порядок Пецициевые – *Peziziales*. Строение плодовых тел. Циклы воспроизведения. Сморок, Строчок, Трюфель как важнейшие представители, их значение в жизни человека.

Группа Уникатные – инопрекулятные. Отличительные черты группы.

Порядок Гелоциевые – *Helotiales*. Строение плодового тела. Фитопаразитические представители: Монилия, Склеротиния. Цикл воспроизведения. Меры борьбы с ними.

Порядок Спорыньевые – *Clavicipitales*. Строение плодового тела. Спорынья: цикл воспроизведения. Черты приспособления к паразитизму. Значение спорыньи для человека.

Подкласс Локуломицеты – *Loculomycetidae*. Отличительные черты. Строение аскостром и сумок. Типы плодовых тел. **Порядки:** Мирангиевые, Дотидейные, Псевдосферейные. Род Вентурия. Цикл воспроизведения.

Происхождение и филогения Аскомицетов.

Класс Базидиомицеты – *Basidiomycetes*. Общая характеристика. Типы мицелия. Особенности жизненного цикла. Строение и развитие базидий. Разделение на подклассы.

Подкласс Гетеробазидиомицеты, или Склеробазидиомицеты, – *Heterobasidiomycetidae*. Отличительные черты. Черты адаптации к паразитизму.

Порядок Головневые – *Ustilaginales*. Строение головневой споры. Цикл воспроизведения головни проса или твердой головни пшеницы; пыльной головни пшеницы, головни кукурузы. Меры борьбы с головневыми грибами.

Порядок Тиллециевые – *Tilletiales*. Отличительные признаки порядка.

Строение и прорастание спор.

Порядок Ржавчинные грибы – *Uredinales*. Цикл воспроизведения хлебной линейной ржавчины. Полные и неполные формы. Однохозяйственные ржавчинные грибы. Меры борьбы с ними.

Подкласс Холобазидиомицеты, или Гомобазидиомицеты, – Holobasidiomycetidae (Homobasidiomycetide). Отличительные черты подкласса.

Группа порядков Гименомицеты – Hymenomycetiidae, или Афиллофоровые (Aphyllorphoriidae). Общие черты группы. Строение плодового тела. Гимений и гименофор. Эволюция гименофора и плодовых тел. *Порядок Афиллофоровые – Aphyllorphorales. Строение плодовых тел. Семейства Телефоровые (Thelephoraceae), Розатиковые (Clavariaceae), Меруливые (Meruliaceae), Трутовиковые (Polyporaceae).* Важнейшие представители. Распространение и роль в лесных экосистемах.

Порядок Агариковые – Agaricales. Строение плодовых тел. *Семейства Агариковые (Agaricaceae) и Болетусовые (Boletaceae).* Съедобные и ядовитые представители агариковых. Распространение и роль в лесных экосистемах.

Группа порядков Гастеромицеты – Hasteromycetiidae. Особенности строения и развития плодовых тел. Важнейшие порядки: *Дождевиковые (Lycoperdales), Склеродермовые, или Ложнодождевиковые (Sclerodermales), Гестеревые, или Звездовковые (Gaestrales), Нидуларивые, или Гнездовковые (Nidulariales), Фаллюсовые, или Веселковые (Phallales).* Отличительные особенности порядков. Важнейшие представители. Роль в экосистемах.

Класс Несовершенные грибы, или Дейтеромицеты, – Fungi imperfecti (Deutromycetes). Отличительные черты. Типы конидиогенеза. Гетерокариоз и парасексуальность. Принципы классификации. *Порядки Сферопсидные – Sphaeropsidales, Меланкониевые – Melanconiales, Гифомицеты или Монилиновые – Nuytomycetales.* Важнейшие представители. Роль в экосистемах.

Происхождение и основные направления эволюции грибов. Эволюция полового размножения у грибов.

Экологические группы грибов. Почвенные сапрофиты, микоризообразователи, паразиты. Грибы-разрушители древесины. Грибы-симбионты. Грибы-возбудители болезней. Водные грибы. Хищные грибы. Адаптации к условиям жизни.

Лишайники, или Лихенизированные грибы, – Lichenes. Компоненты лишайников. Взаимоотношения гриба и водоросли

в лишайнике. Морфология, гистология, физиология и экология лишайников. Размножение лишайников. Классификация лишайников.

Класс Сумчатые лишайники (Ascolichenes = Ascomycetes).
Класс Базидиальные лишайники (Basidiolichenes = Basidiomycetes). Важнейшие представители основных морфологических групп. Распространение и образ жизни. Принципы лихеноиндикации.

Литература

Основная

Комарницкий Н.А., Кудряшов Л.В., Уранов А.А. Ботаника. Систематика растений. – М.: Просвещение, 1975.

Горбунова Н.П. и др. Малый практикум по низшим растениям. – М.: Высшая школа, 1967; 1976.

Гордеева Т.П., Круберг Ю.К., Письяукова В.В. Практический курс систематики растений. – М.: Учпедгиз, 1962; 1971.

Низшие растения /Под ред. М.В. Горленко. – М.: Высшая школа, 1983.

Дополнительная

Жизнь растений. Т.2. Грибы. – М.: Просвещение, 1976.

Жизнь растений. Т.3. Водоросли. – М.: Просвещение, 1977.

Мир растений. Т.2. Грибы. – М.: Просвещение, 1991.

Современная ботаника. Т.1. – М.: Мир, 1990.

Зеров Д. К. Очерк филогении бессосудистых растений. Киев: Наукова думка, 1972.

Программу составил проф. А.Д.Булохов

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Введение	4
Глава 1. Задачи и принципы систематики растений	7
Основные этапы в развитии систематики	8
Систематика и филогенетика	12
Таксономия и номенклатура	16
Значение систематики	21
Глава 2. Современные царства органического мира	22
Общая характеристика Procariota	26
Общая характеристика Eucariota	27
Глава 3. Прокариотические водоросли	29
Отдел Сине-зеленые	29
Глава 4. Эукариотические водоросли	38
Отдел Эвгленовые	45
Отдел КRYPTOфитовые	48
Отдел Гатофитовые	49
Отдел Динофитовые	51
Отдел Зеленые водоросли	54
Класс Собственно зеленые	58
Класс Зигнемовые, или Конъюгаты	85
Класс Харовые	91
Отдел Разножгутиковые водоросли, или Хромофиты	97
Класс Хлоромонадные водоросли	98
Класс Ксантофитовые, или Желто-зеленые водоросли	98
Класс Хризифитовые, или Золотистые водоросли	102
Класс Диатомовые водоросли	105
Класс Бурые водоросли	112
Отдел Красные водоросли	130
Класс Флоридеи	137
Распространение и экология водорослей	142

Глава 5. Царство грибов	151
Подцарство Слизивики	152
Отдел Клеточные слизивики	154
Отдел Миксомицеты	155
Отдел Плазмодиофоровые	159
Подцарство Настоящих грибов	161
Отдел Оомикота	167
Отдел Эумикота, или Собственно грибы	177
Класс Хитридиомицеты	177
Класс Зигомицеты	185
Класс Аскомицеты	192
Подкласс Эндомицеты	193
Подкласс Тафриномицеты	197
Подкласс Лабульбениомицеты	198
Подкласс Эуаскомицеты	199
Класс Базидиомицеты	222
Подкласс Гетеробазидиомицеты	226
Подкласс Холобазидиомицеты	244
Класс Несовершенные грибы, или Дейтеромицеты	261
Распространение и экология грибов	264
Лишайники, или Лихенизированные грибы	272

Приложение.

Программа по ботанике.

I часть. Систематика водорослей и грибов 284

Алексей Данилович Булохов
ВВЕДЕНИЕ В СИСТЕМАТИКУ
ВОДОРΟΣЛЕЙ И ГРИБОВ

Учебное пособие

Редактор В.Лозинский

Подписано в печать 29.03.99. Формат 60х84 1/16. Печать офсетная.
Бумага офсетная. Усл.п.л. 17,0. Тираж 1000 экз. Заказ № 399.

Издательство Брянского государственного педагогического
университета имени академика И.Г.Петровского.
241036, Брянск, Бежицкая, 14.

ЛР № 020070 от 25.04.97.

Отпечатано в Новозыбковской городской типографии.
243000, Брянская обл., г.Новозыбков, ул. Ленина, 12.